Experimentelle Untersuchungen über die Gründe von Masseninfektionen mit Plerocercoiden des Fischbandwurms Triaenophorus nodulosus (Pall.)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
der naturwissenschaftlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität München

eingereicht am 1. Oktober 1937

von

Karl Vogt

aus München

10 Abbildungen und 11 Tabellen

1938

Druck von J. Neumann-Neudamm

Berichterstatter: Geheimrat Prof. Dr. R. Demoll

Tag der mündlichen Prüfung: 28. Oktober 1937

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Experimentelle Untersuchungen über die Gründe von Masseninfektionen mit Plerocercoiden des Fischbandwurms Triaenophorus nodulosus (Pall.).

Von

Karl Vogt.

Mit 10 Abbildungen und 11 Tabellen.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

I. Einleitung 2
1. Der Entwicklungszyklus von Triaenophorus nodulosus (Pall.) 2
2. Masseninfektionen bei Salmoniden durch Plerocercoide der Triaenophorus-Arten nodulosus (Pall.) und crassus (Forel) 3
3. Aufgabenstellung 5
4. Material und Technik 5

II. Cyclops strenuus Fischer und das Procercoid von Triaenophorus nodulosus . 7
1. Die Bedeutung des Sterblichkeitsfaktors im Zwischenwirtsverhältnis von Cyclops strenuus 7
2. Die Entwicklung des Procercoids unter verschiedenen Temperaturbedingungen 9

III. Die Invasion des Procercoids 13
1. Die Einwanderung des Procercoids in den Magendarmkanal der Regenbogenforelle 13
2. Das Verhalten des Procercoids in künstlicher Verdauungslösung 15

IV. Durchgangs- und Verdauungsgeschwindigkeit von C.-strenuus-Nahrung in Magen und Darm von Regenbogenforellen 16
1. Versuche mit Brutforellen 16
2. Versuche mit einsömmerigen Regenbogenforellen 20

V. Lokalisation, Aufbau und Tätigkeit der Magendrüsen von einsömmerigen Regenbogenforellen 23

VI. Die Entwicklung des Procercoids zum Plerocercoid unter verschiedenen Ernährungsbedingungen des zweiten Zwischenwirts und abgeänderten Temperaturverhältnissen 24
1. Versuche mit Brutforellen 24
2. Versuche mit einsömmerigen Forellen 25

VII. Immunität 26
1. Zur Frage der Immunität bei Cestoden 26
2. Immunitätsversuch mit wiederholter Infektion 27

VIII. Auswertung der Ergebnisse 28

IX. Zusammenfassung 30

X. Literaturverzeichnis 31

I. Einleitung.

1. Der Entwicklungszyklus von Triaenophorus nodulosus (Pall.).

Durch die Untersuchungen von Rosen, Janicki, Scheuring und Michajlow wurde der Entwicklungsverlauf des Fischcestoden Tr. nodulosus in seinen wesentlichen Teilen aufgeklärt. 1918 entdeckten Rosen und Janicki in einigen Copepoden die ersten Zwischenwirte, deren Zahl 1932 durch Michajlow erweitert wurde. Scheuring gab 1922 eine Reihe bis dahin unbekannter zweiter Zwischenwirte an und ergänzte die Zahl der bekannten Endwirte.

Tr. nodulosus gehört zur Cestoden-Ordnung Pseudophyllidea, deren Mehrzahl in ihrer embryonalen und larvalen Entwicklung durch einen doppelten Wirtswechsel ausgezeichnet ist. Der Entwicklungszyklus von Tr. nodulosus schließt sich bis zum Plerocercoidstadium eng an den der Pseudophyllideen-Familie Bothriocephaloidea an. Das gedeckelte und hartbeschalte Tr. nodulosus-Ei macht im Wasser bei Temperaturen von 10 bis 20° C und unter günstigen Sauerstoffverhältnissen eine sechs- bis achttägige, zuweilen bis zu zwei Tagen verkürzte oder auf 19 Tage verlängerte Embryonalentwicklung durch. Nach Verlauf dieser Zeit springt der Eideckel auf, und es schlüpft am Deckelpol eine Oncosphaere oder Flimmerlarve aus, die auffallend durch drei Hakenpaare am caudalen Ende und ein Cilienbüschel am apicalen ausgezeichnet ist. Das Innere der Flimmerlarve ist von einem Haufen verschiedenartiger Zellen angefüllt, die von zwei ungleich starken Häuten umschlossen werden, von denen die äußere eine derbere Struktur aufweist und als Widerlager für zahlreiche Cilien dient. Diese beginnen mit Basalkörpern an der Innenbasis der Außenhaut, durchsetzen sie und führen mit schlängelnden und peitschenden Bewegungen eine Vorwärtsbewegung der Flimmerlarve herbei. In diesem Stadium können Oncosphaeren bis zu drei Tagen lebensfähig bleiben.

Zur Weiterentwicklung benötigt die Flimmerlarve einen I. Zwischenwirt, der von zahlreichen Copepoden-Arten aus den Unterordnungen Calanoida und Copepoida gestellt werden kann. Insgesamt sind etwa 10 Eudiaptomus- und Cyclops-Arten als sichere I. Zwischenwirte bekannt. Nach Michajlow ergibt sich bei gleichmäßigem Oncosphaeren-Befall eine Abstufung der Einwanderungsfähigkeit in der Reihenfolge:

1. Eudiaptomus gracilis,
2. Cyclops strenuus,
3. Cyclops insignis,
4. Cyclops leuckarti,
5. Cyclops oithonoides.

Die Flimmerlarve wird von dem Copepoden mit der Nahrung aufgenommen und durchdringt die Darmwand des Wirtstieres mit ihrem hakenbewehrten Hinterende. Die Einwanderung in die Leibeshöhle des I. Zwischenwirts kann bereits nach 3 Minuten vollendet sein. Während der Einwanderung verliert die Oncosphaere den Cilienmantel und wird nunmehr zum Procercoid. Die Zahl der eingewanderten Oncosphaeren ist zuweilen sehr erheblich, in der Regel finden sich in einem Cyclops

1 bis 3, bei stärkeren Invasionen 5 bis 8 Procercoide. Im Maximum wurden 33 Procercoide in einem Cyclops beobachtet.

Rasch erfolgt Weiterentwicklung im I. Zwischenwirt; am 5. und 6. Tage nach Einwanderung bildet das Procercoid am Vorderende eine terminale Einsenkung aus, danach beginnt die Absonderung eines Schwanzanhangs, in den die drei Embryonalhakenpaare abgeschoben werden. Gleichzeitig bildet sich eine Anzahl von Kalkkörperchen, die auf den Vorderteil des Procercoids beschränkt bleiben. Diese Vorgänge sind von dauernder Größenzunahme begleitet, so daß das Procercoid nach vollendeter Entwicklung eine Länge von etwa 500 μ erreicht hat.

Zur Weiterentwicklung benötigt die auf dem Procercoidstadium befindliche Larve von Tr. nodulosus einen II. Zwischenwirt, der von insgesamt 29 verschiedenen Arten von Süßwasser-Teleostiern gestellt werden kann. Einwanderung und Entwicklung der Procercoide im II. Zwischenwirt erfolgt bevorzugt im Frühjahr und Sommer und ist unmittelbar an die Aufnahme des Wirtscyclops als Nahrungstier der betreffenden II. Zwischenwirte gebunden. Im Fischdarm beginnt die Entwicklung zum Plerocercoid, die nach Durchbrechen der Darmwandung in der Leibeshöhle, der Leber, der Milz oder dem Peritoneum abgeschlossen wird. Nach Erreichen einer Länge von 15 mm besitzt das Plerocercoid ausgebildete Haken und seitliche Sauggruben und ist, sofern es in Eingeweideteile des Wirtstieres eingedrungen war, von einer bindegewebigen Hülle eingeschlossen.

Durch Erbeutung der Wirtsfische, unter denen der Flußbarsch an Häufigkeit der Befallszahl und Befallsstärke an erster Stelle steht, gelangt das Plerocercoid von Tr. nodulosus in den Darm des Hechts, der als der eigentliche Endwirt des Bandwurms angesehen werden muß. In Wildwässern sind durchschnittlich mehr als 30%, oft 100% der Hechte mit Tr.-nodulosus-Strobilen infiziert. Die Aufenthaltsdauer des Bandwurms im Hechtdarm beläuft sich auf etwa ¾ Jahr. Strobilen mit reifen Eiern werden von Dezember bis Ende Mai gefunden. Neubesiedlung des Hechtdarms erfolgt vorzugsweise von April bis Juli. Unter Einrechnung der larvalen Entwicklungszeit ergibt sich als untere Grenze der Gesamtentwicklungsdauer des Tr. nodulosus 1 bis $1^1/_4$ Jahr.

2. Masseninfektionen bei Salmoniden durch Plerocercoide der Triaenophorus-Arten nodulosus (Pall.) und crassus (Forel).

Unter den acht bisher als Fischereischädlinge bekannt gewordenen Cestoden-Arten kommt den Vertretern der Gattung Triaenophorus, Tr. nodulosus und Tr. crassus, bei weitem die größte wirtschaftliche Bedeutung zu. Beide Arten zeigen in ihrem ökologischen Verhalten sowohl wie im Aufbau ihres Entwicklungszyklus weitgehende Übereinstimmung. Da von beiden Arten Masseninfektionen durch Plerocercoidstadien bekannt geworden sind, ist es von Interesse, festzustellen, welche Unterschiede hierbei auftraten und worauf diese zurückzuführen sind. Zudem kommen Tr. nodulosus und crassus auf engem Raum, oft im gleichen Wirtstier, vergesellschaftet vor, so daß die Wirkungen des einen Bandwurms nur unter Berücksichtigung der Wirkungen des anderen erklärt werden können.

Masseninfektionen durch Plerocercoide von Tr. nodulosus und crassus traten 1919 in bayerischen Forellenzuchtanstalten, 1920 und 1921 in einer Fischzucht-

anstalt in Jämtland (Schweden) und 1935 in Teilen des Zuger Sees auf. Krankheitserscheinungen und Absterben machten sich nur bei Salmoniden bemerkbar. Befallen wurden durch Tr. nodulosus die Regenbogenforelle, Salmo irideus, durch Tr. crassus Coregonus wartmanni, Salvelinus fontinalis, Salmo salar und Salmo irideus.

Die Infektionen traten jeweils in größeren Wasseransammlungen, in Fischzuchtanstalten oder Seen, auf, nicht dagegen in fließenden Gewässern. Die Erkrankung der Fische trat von Ende Juli an durch ausgesprochene Krankheitssymptome, Deformierung des Bauches, Trägheit in der Nahrungsaufnahme und Schwierigkeiten in der Fortbewegung, in Erscheinung. Ein Absterben in größeren Mengen erfolgte, soweit es nicht durch Abfischen verhindert wurde, erst ab September und erreichte im Fall der Coregonus wartmanni-Infektion im Zuger See nach dem Ablaichen seinen Höhepunkt. Infektionsschäden zeigten sich am auffallendsten bei Brut und einsömmerigen Tieren, die von einer frischen Invasion befallen sind, während Tiere mit verschleppter Krankheit weniger auffallende Krankheitssymptome aufwiesen, deren Ursachen häufig mit ungenügender Ernährung falsch gedeutet werden. Scheuring beobachtete Frischinvasionen durch Plerocercoide von Tr. nodulosus bei Regenbogenforellenbrut, Bergmann Neuinfektionen mit Plerocercoiden von Tr. crassus bei 1½ jährigen (einsömmerigen) Bachsaiblingen. Ältere Salmoniden wurden nur sehr selten mit Triaenophorus-Larven infiziert gefunden. Vorwiegend handelt es sich bei diesen Tieren um verschleppte, schon längere Zeit zurückliegende Erkrankungen. Hierfür können außer biologischen Faktoren (Altersresistenz, Nahrungswechsel) rein technische Gründe der Nahrungszufuhr in Fischzuchtanstalten verantwortlich gemacht werden.

Die Sterblichkeit der Wirtstiere bei Befall mit Triaenophorus-Larven ist eine recht hohe. Infektionen mit 1 oder 2 Plerocercoiden führen bereits zu erheblichen Wachstumsstörungen und haben in der Regel das Verenden des befallenen Wirtsfisches zur Folge. Es ist hierbei auffallend, daß Tr. nodulosus durch den bevorzugten Befall der Eingeweide des Zwischenwirts ein rascher einsetzendes Absterben bewirkt, als dies bei Befall mit Plerocercoiden von Tr. crassus der Fall ist, dessen Larven im allgemeinen in der Muskulatur des Wirtes encystieren. Ein weiterer Unterschied im Auftreten beider Triaenophorus-Arten kann darin erblickt werden, daß Tr. crassus vorzugsweise in größeren Seen auftritt. Das Fischsterben im Zuger See[1]) wurde ausschließlich durch Tr. crassus veranlaßt, auch bei dem Fischsterben in der Fischzuchtanstalt in Jämtland (Schweden) rief Tr. crassus die Mehrzahl der Erkrankungen hervor. Hier war sein Auftreten durch den Wasserzufluß aus größeren Seen hervorgerufen. Auch Scheuring beobachtete bereits für Süddeutschland das gleiche Verhalten. Diesen Unterschieden im Auftreten von Masseninfektionen beider Triaenophorus-Arten stehen wesentliche Gemeinsamkeiten gegenüber. Bei beiden Arten wird das Hauptauftreten der Plerocercoide zum gleichen Zeitpunkt festgestellt, beide zeichnen sich durch den Befall größerer Fischbestände aus, beide Arten besitzen eine gleiche Sterblichkeitsziffer für den befallenen Wirtsfisch, und beide Cestoden sind in ihren Masseninvasionen auf eine

[1]) Aus der Beschreibung Grieders geht eindeutig hervor, daß es sich nicht, wie im Titel angegeben, um Tr. nodulosus, sondern um Tr. crassus handelt.

bestimmte Zwischenwirtsfamilie, die Salmoniden, angewiesen. Es kann daher unter Beachtung dieser Übereinstimmungen erwartet werden, daß die Ursachen, die eine Tr.-nodulosus-Infektion bedingen, sinngemäß auch für Tr.-crassus-Infektionen Geltung haben.

3. Aufgabenstellung.

Als notwendige Voraussetzungen für das Auftreten von Masseninfektionen mit Plerocercoiden von Tr. nodulosus müssen unter Berücksichtigung der bekannten ökologischen und entwicklungsgeschichtlichen Daten drei Grundbedingungen erfüllt sein: 1. Eine Ansammlung von Wirtsfischen aus der Familie der Salmoniden auf begrenztem Raum. 2. Eine Verbindung des Wohngewässers der Wirtsfische mit einem von Hechten besiedelten Altwasser, Teich oder See. 3. Ein massenhaftes Auftreten von Copepoden, die als I. Zwischenwirte von Tr. nodulosus in Betracht kommen. Darüber hinaus bestehen jedoch noch eine Anzahl Faktoren, die einen fördernden oder hemmenden Einfluß auf die Entwicklung des Tr. nodulosus bedingen, deren Bedeutung unbekannt ist. Es handelt sich hierbei um Fragen der Sterblichkeit des I. Zwischenwirts, des Temperatureinflusses auf die Entwicklung des Procercoids, der Einwanderungsfähigkeit des Procercoids in den II. Zwischenwirt unter verschiedenen Temperaturbedingungen und Ernährungsverhältnissen der II. Zwischenwirte, der Bedeutung des Alters der II. Zwischenwirte und des Verhaltens bei wiederholter Infektion. Die Klärung dieser Fragen bei bestimmten Arten von Versuchstieren ist Aufgabe der vorliegenden Arbeit. Zum Aufbau des Entwicklungszyklus wurden Cyclops strenuus Fischer, als einer der bedeutendsten Vertreter aus der Reihe der I. Zwischenwirte, und die Regenbogenforelle, Salmo irideus, als wirtschaftlich wichtigster Vertreter der II. Zwischenwirte, ausgewählt und verwandt.

4. Material und Technik.

Das Triaenophorus-Material wurde von Januar bis Mai nur aus Hechten gesammelt, die in München zum Verkauf kamen und aus der Donau oder dem Starnberger See stammten. Untersucht wurden insgesamt 92 verschiedene Hechteingeweide. Von diesen zeigten 52 einen Befall mit Strobilen von Tr. nodulosus. In 42 Fällen wurden Bandwürmer mit entwicklungsfähigen Eiern gefunden. Die Befallsstärke schwankte zwischen 1 und 28 Strobilen in je einem Hechtdarm. Bandwürmer mit reifen Eiern wurden nie mehr als 14 je Hecht beobachtet. Bandwürmer mit reifen Eiern konnten von Januar an bis zum 19. Mai gefunden werden, später enthielten die Hechteingeweide nurmehr unreife Triaenophorus-Strobilen.

Die zu den Versuchen verwandten Cyclops strenuus stammten aus einem Zuchtweiher in der Nähe Münchens und waren frei von Infektionen mit Cestodenlarven. Sie konnten während des ganzen Jahres in ausreichenden Mengen bezogen werden.

Regenbogenforellen wurden nur aus Zuchtanstalten geliefert, die Brutforellen stammten sämtlich aus Wielenbach[1]) bei Weilheim, dorther kam auch der

[1]) Für die Überlassung umfangreichen Regenbogenforellenmaterials bin ich Herrn Dr. Probst, Wielenbach, zu besonderem Dank verpflichtet.

größere Teil der zu den Versuchen benutzten einsömmerigen Tiere. Etwa 40 Stück der einsömmerigen Regenbogenforellen wurden aus Unterföhring bei München bezogen. Eine Vorinfektion der Versuchstiere mit Plerocercoiden von Tr. nodulosus war in jedem Fall durch die Art der Wasserzufuhr ausgeschlossen.

Die Entwicklung der Oncosphaeren und Herstellung des Infektionsmaterials wurde in Glasgefäßen von etwa 500 cm^3 Inhalt bei Temperaturen von 16 bis 20° C vorgenommen. Die Glasgefäße besaßen rechteckigen oder runden Querschnitt von etwa 50 cm^2 Flächeninhalt. Der Boden der Gefäße wurde etwa 4 cm hoch mit Leitungswasser bedeckt, das dauernd durchlüftet und damit sauerstoffreich blieb. Auf den Boden der Gefäße wurden so viel Triaenophorus-Eier gebracht, daß eine milchweiße bis gelbliche Schicht entstand. Am 6. Tag nach Ansetzen war das Wasser von umherschwimmenden Oncosphaeren milchig getrübt. Nunmehr wurden mittels eines weitmaschigen Planktonnetzes 700 bis 800 Cyclops strenuus für die Dauer von 4 Stunden in das oncosphaerenhaltige Wasser eingetaucht. Nach Herausnehmen wurden die jetzt infizierten Cyclopiden in einem größeren Wasserbecken abgespült und in die Hälteraquarien gebracht. Es wird durch dies Verfahren erreicht, daß das so hergestellte Infektionsmaterial einen gleichmäßigen Procercoidbefall in den einzelnen Cyclops aufweist. Durch Untersuchung unter dem Mikroskop wird für jede Infektionsgruppe der Mittelwert der Infektionsstärke aus 20 Cyclopiden am 10. bis 16. Tag nach Infektion festgestellt.

Die Untersuchung der Regenbogenforellenbrut und einsömmerigen Regenbogenforellen auf Befall mit Plerocercoiden geschah im allgemeinen am frischen Material. Es ist hierbei zu erwähnen, daß Vorinfektionen durch ihr abweichendes Aussehen in der Cystenbildung sofort hätten auffallen müssen, da die Versuchsforellen vor Infektion stets länger als 14 Tage in den Aquarien des Instituts eingewöhnt waren. Ein geringer Teil des Materials, vorwiegend Brutforellen, wurde fixiert und im Präparat untersucht. Gefärbt wurde mit Hämalaun-Eosin, Hämalaun van Gieson und Methylgrün-Pyronin, mit letzterem für Übersichtsbilder.

Für die Darstellung der Magendrüsenzellen wendete ich folgende Technik an: Die Versuchsfische werden betäubt, der Magen herausgenommen und mit Carnoy oder heißem Sublimat-Eisessig fixiert. Hiernach rasche Überführung durch Alkohol, gegebenenfalls Jodjodkali, und Methylbenzoatstufen in Paraffin-Zeresin. Färbung in Hämalaun, Auswaschen, Färbung in Eosin etwa 10 Sekunden, erneut Auswaschen und Nachfärbung in Toluidinblau für 5 bis 10 Sekunden. Die Magendrüsenzellen erscheinen scharf gegen die Submucosa abgesetzt, bei Sekretion treten die Sekrettröpfchen deutlich hervor und sind durch blaßblaue Färbung vom dunkleren Zellinhalt unterschieden.

Durch Vitalfärbung können die Procercoide in den Cyclopiden deutlicher sichtbar gemacht werden, was für Zwecke der Zählung und Messung von Vorteil ist. Benutzt wurde Neutralrot in der Verdünnung 1:50000 mit gutem Erfolg, während Methylenblau (1:30000) und Nilblausulfat (1:100000) keine ausreichende Abgrenzung des Cyclops-Innern gegenüber den Procercoiden ergaben.

II. Cyclops strenuus Fischer und das Procercoid von Triaenophorus nodulosus.

1. Die Bedeutung des Sterblichkeitsfaktors im Zwischenwirtsverhältnis von Cyclops strenuus.

Infolge des zeitlichen Zusammenfallens der Oncosphaerenproduktion mit den Frühjahrsmaxima zahlreicher Copepoden erweisen sich diese, und unter ihnen

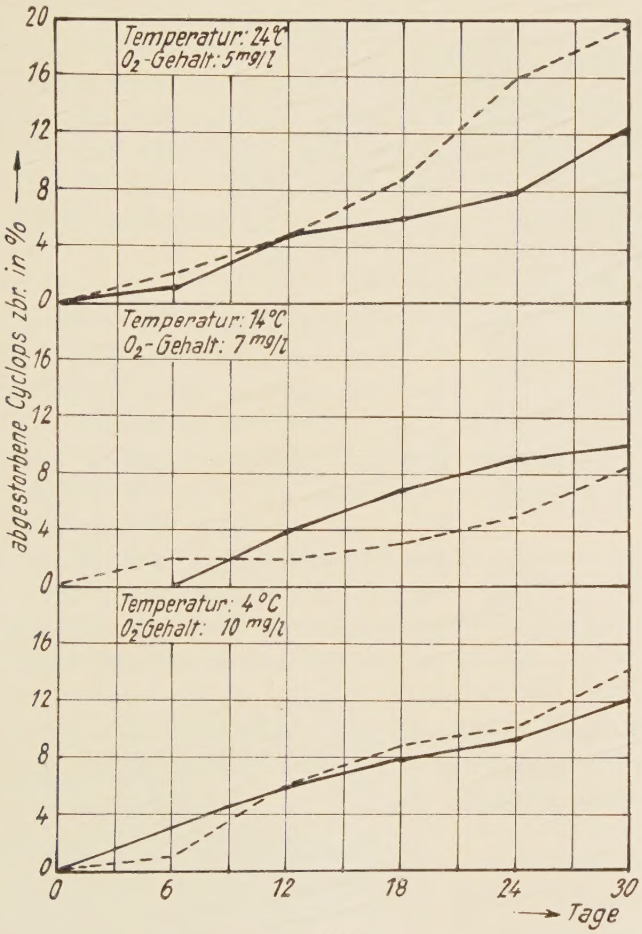

Abb. 1.

Verlauf der Sterblichkeit bei infizierten (- - -) und infektionsfreien Cyclops strenuus (—). Das Cyclops-Ausgangsmaterial ist homogen!

wegen seiner Häufigkeit vor allem Cyclops strenuus, besonders geeignet, als Zwischenwirte für Triaenophorus nodulosus zu dienen.

Cyclops strenuus ist in ganz Europa und sowohl in Wasseransammlungen des Tieflandes wie des Hochgebirges vertreten. Er lebt planktisch im Pelagial und Litoral der Seen, in Teichen und Tümpeln. Die Anpassungsfähigkeit von C. strenuus ist erheblich, sowohl an O_2- und CO_2-Konzentrationen als auch an pH-Verschiebungen. Seine Anpassungsfähigkeit bei Temperaturveränderungen kann man im Reagenzglasversuch leicht nachprüfen.

Versuch.

Zwei Reagenzgläser werden mit Leitungswasser und einer Anzahl Cyclopiden beschickt. Das eine der Reagenzgläser kommt in Kältemischung, wo es im Verlauf von 10 Minuten bis nahe 0° C abkühlt, das andere wird im Wasserbad in der gleichen Zeit auf 30° C erhitzt. Die Cyclopiden vertragen beide Temperaturveränderungen und können in den neuen Temperaturen weiterhin ausdauern.

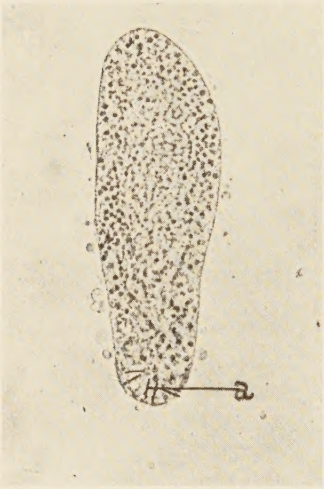

Abb. 2.
Sieben Tage altes Procercoid aus einer Infektion mit der Stärke 1 Proc./Cycl. Länge 205 μ.
Vitalfärbung m. Neutralrot. Vergr. 200fach.
a Die 6 Embryonalhaken

Um zu prüfen, wie sehr die Widerstandskraft von C. strenuus durch Infektion mit Procercoiden von Triaenophorus nodulosus herabgesetzt wird, unternahm ich Versuche mit infizierten und nichtinfizierten Cyclopiden unter sonst gleichen Versuchsbedingungen. Geprüft wird das Verhalten bei drei verschiedenen Temperaturstufen.

Versuch.

In sechs Glasaquarien werden insgesamt 600 C. strenuus gebracht, derart, daß in drei Aquarien je 100 infektionsfreie und in drei weiteren Aquarien je 100 mit Procercoiden infizierte Tiere enthalten sind. Das Alter der Procercoide beträgt bei Versuchsbeginn 12 Tage, die Befallsstärke[1]) 3,2 Proc./Cycl. Die Glasaquarien sind mit je 3 Liter Leitungswasser gefüllt und werden unter drei verschiedenen Temperaturen, 4° C, 14° C und 24° C, gehalten. Der Sauerstoffgehalt schwankt entsprechend den verschiedenen Temperaturen und ändert während des Versuches ab. Die in Abb. 1 angegebenen O_2-Werte entsprechen den Verhältnissen am Ende des Versuchs.

Die Zahl der abgestorbenen Cyclopiden beträgt am 30. Tag nach Versuchsbeginn bei Temperaturen von

4° C: 12% und 14%,
14° C: 10% und 9%,
24° C: 13% und 20%

für jeweils infektionsfreie und infizierte Tiere. Bei 14° C liegt die niedrigste Sterblichkeitsziffer, die sich im Temperaturbereich bis zu 4° C nicht wesentlich erhöht. Nennenswerte Unterschiede im Verhalten beider Versuchsgruppen treten bei niedrigen Temperaturen nicht auf. Erst bei 24° C zeigt sich eine erhöhte Sterblichkeit der infizierten Cyclopiden gegenüber den infektionsfreien.

Zeigt nun Cyclops strenuus im untersuchten Temperaturintervall eine bedeutende Widerstandsfähigkeit gegen Schädigungen durch einen für natürliche Verhältnisse hohen Befall mit Triaenophorus-Procercoiden, so bleibt noch zu untersuchen, wie deren Entwicklungsfähigkeit durch Umwelteinflüsse beeinflußt wird.

[1]) Zu vergleichen Seite 6.

2. Die Entwicklung des Procercoids unter verschiedenen Temperaturbedingungen.

Bei vergleichender Betrachtung von Procercoiden aus C. strenuus von verschiedener Infektionsstärke fällt eine starke Abweichung in der Größenausbildung der Procercoide auf. Sie ist leicht erklärlich aus der Verengung des Lebensraumes durch die die Leibeshöhle des Cyclops im Wachsen immer mehr ausfüllenden Larvenstadien. Abbildung 2 zeigt ein 7 Tage altes Procercoid, das aus einer Infektion mit 1 Proc./Cycl. Befallsstärke stammt und etwa die gleiche Länge aufweist wie ein 11 Tage altes Procercoid aus einer Infektion mit 6 Proc. Cycl. Befallsstärke. Auffallenderweise tritt jedoch trotz des gehemmten Größenwachstums keine Behinderung der inneren Entwicklungstätigkeit des Procercoids ein. So werden Kalkkörperchen und Schwanzanhang auch bei verschiedener Infektionsstärke gleichmäßig ausgebildet, sofern nur die Versuchstiere unter gleichen Bedingungen gehalten sind. Auch tritt die Fähigkeit der Verwandlung vom Procercoid zum Plerocercoidstadium unabhängig von der jeweiligen Befallsstärke im Cyclops ein.

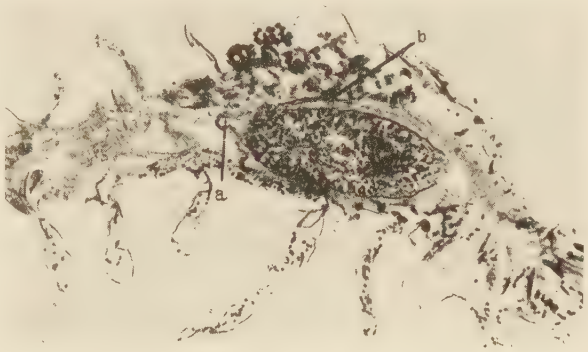

Abb. 3.

Dorsaler Längsschnitt durch Cyclops strenuus mit Procercoid.

Befallsstärke 2 Proc./Cycl. Alter des Procercoids: 14 Tage. Vergr.: 200fach. Färbung: Hämalaun-Eosin. Fix.: Formol-Carnoy-Diaphanol.
a Ansatzstelle des Schwanzanhangs, b Coelomwand.

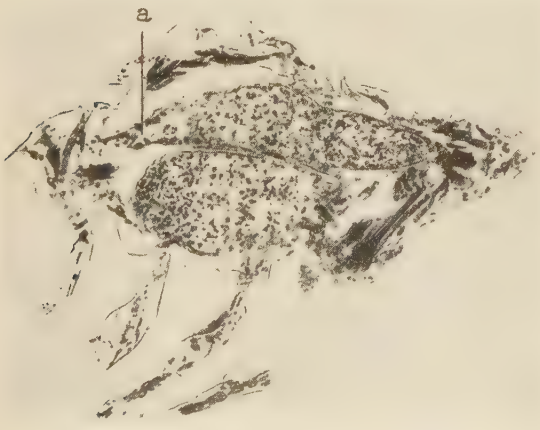

Abb. 4.

Linksseitiger Längsschnitt (dorsoventral) durch C. strenuus mit zwei Procercoiden.

Alter der Procercoide: 16 Tage. Vergr.: 200fach. Färbung: Hämalaun-Eosin. Fix.: Formol-Carnoy-Diaphanol.
a Schwanzanhang.

Die Abbildungen 3 und 4 lassen erkennen, daß die Procercoide eng angepreßt an die Leibeshöhlenwand ihres Wirts-Cyclops liegen und sich gegenseitig (Abb. 4) in ihren Wachstums- und Kriech-Bewegungen behindern.

Um die Wachstumsvorgänge der Procercoide im Cyclops strenuus untersuchen zu können, war es notwendig, von Cyclopiden mit gleichmäßiger Befallsstärke

auszugehen, da anders Vergleichswerte nicht erwartet werden konnten. Die Versuche wurden bei drei verschiedenen Temperaturstufen an 7 bis 17 Tage alten Procercoiden durchgeführt, indem täglich von jedem Temperaturstadium 30 Procercoide gemessen und Mittelwerte gebildet wurden.

Versuch.

Aus einem Material sieben Tage alten Procercoidbefalls (Invasionsstärke: 3,2 Proc./Cycl.) werden drei Gruppen zu je 150 C. strenuus gebildet und in drei verschiedene Temperaturstufen: 4° C, 8,5° C und 14,5° C gebracht. Für Messungen kommen nur solche Procercoide zur Verwendung, die sich zu dritt seit Versuchsbeginn in einem Cyclops entwickelt haben.

Tab. 1. **Längenmessungen von Procercoiden bei 4° C.**

Alter in Tagen	Länge der Procercoide in μ										Mittelwert
	170	177	185	168	195	192	175	179	168	181	
7	168	178	189	171	182	178	172	184	175	180	177
	182	171	177	186	172	171	168	174	176	172	
	187	189	172	178	193	182	187	181	186	179	
8	180	191	184	182	179	187	191	177	181	185	184
	193	184	178	188	190	186	179	184	176	181	
	195	200	205	199	204	201	192	198	194	206	
9	207	205	197	202	200	200	203	196	195	204	200
	199	197	203	198	209	196	191	213	212	285	
	215	209	205	220	219	222	214	223	210	211	
10	221	217	218	215	210	214	208	217	205	208	214
	213	204	209	219	203	210	220	214	225	219	
	222	230	211	209	220	211	227	234	215	217	
11	219	225	216	223	214	229	235	217	202	221	220
	219	220	217	210	220	228	222	211	220	229	
	232	221	217	210	222	217	225	224	218	213	
12	216	228	219	222	217	225	221	223	214	222	222
	220	216	226	223	221	225	215	230	228	237	
	227	221	229	233	239	227	215	219	224	235	
13	231	237	228	225	227	229	221	229	218	222	227
	230	223	219	235	225	230	228	230	237	231	
	231	230	221	234	240	241	232	239	228	234	
14	233	237	242	229	230	235	232	227	230	222	234
	243	231	229	246	234	245	237	228	243	238	
	244	235	256	245	237	240	252	251	244	240	
15	239	243	247	238	228	246	252	233	257	259	245
	247	260	251	240	239	244	245	239	253	243	
	245	270	261	256	272	263	255	269	277	251	
16	273	255	260	249	266	253	269	268	266	260	260
	247	259	272	250	271	260	275	280	267	272	
	290	291	283	277	288	287	270	292	269	280	
17	281	299	301	270	266	283	281	288	278	281	283
	272	284	289	286	279	280	288	282	287	290	

Tab. 2.

Längenmessungen von Procercoiden bei 8,5° C.

Alter in Tagen	Länge der Procercoide in µ										Mittelwert
	183	191	178	184	185	182	179	177	182	188	
7	179	173	182	180	184	172	175	186	175	180	182
	181	190	177	183	176	173	188	193	190	189	
	211	215	199	212	189	188	197	200	198	199	
8	205	197	195	202	197	198	204	201	207	192	199
	196	213	188	205	201	199	190	196	191	188	
	222	212	215	226	230	225	219	221	227	220	
9	211	223	234	216	227	222	218	226	215	223	221
	214	225	227	221	218	230	223	219	227	220	
	236	222	212	230	221	225	226	218	231	227	
10	226	219	225	229	213	224	232	214	229	220	225
	218	220	215	234	237	226	231	227	233	230	
	231	241	227	219	230	233	237	242	234	228	
11	227	230	219	222	229	231	232	224	223	225	230
	226	232	228	233	223	227	236	233	230	237	
	231	237	244	236	231	241	227	231	240	229	
12	233	231	241	237	248	229	232	238	242	237	236
	235	236	233	226	230	233	246	239	245	238	
	243	245	256	237	243	256	241	237	235	234	
13	235	246	240	238	235	251	243	234	242	240	243
	244	250	259	247	252	255	238	242	234	233	
	247	249	255	262	248	257	243	266	262	253	
14	251	254	260	248	255	259	256	260	257	242	255
	250	259	248	254	261	256	252	265	263	259	
	274	280	261	277	272	273	264	266	263	269	
15	272	278	270	281	267	265	277	265	276	284	272
	264	271	277	282	283	272	269	270	273	265	
	300	288	306	299	291	295	301	304	288	284	
16	289	282	298	295	287	293	291	299	303	292	295
	294	295	297	288	306	298	297	293	301	296	
	322	340	334	327	319	315	312	326	323	330	
17	331	326	324	321	330	318	325	320	329	337	326
	315	317	321	328	322	324	340	337	336	331	

Nach den Tabellen 1 bis 3 sind die Wachstumskurven der Procercoide in Abbildung 5 gezeichnet worden. Die Kurven zeigen, daß niedrige Temperaturen einen hemmenden Einfluß auf das Größenwachstum der Procercoide ausüben. Die bei 4° C gehaltenen Triaenophorus-Larven erreichen am 10. Versuchstag mit 283 µ durchschnittlicher Länge einen Wachstumszustand, den die bei 14,5° C gehaltenen Procercoide bereits 3½ Tage zuvor erreicht haben. Auch für die morphologische Entwicklung bleibt der Temperaturfaktor nicht ohne Bedeutung. Die Ausbildung des Schwanzanhangs setzt bei den 4° C-Tieren erst am 9. Tage ein, und zwar viel weniger plötzlich als bei den Tieren der beiden anderen Temperaturstufen. Die Procercoide der 8,5° C-Stufe zeigen eine geringe Verzögerung gegenüber den bei 14,5° C gehaltenen, die am 8. Tag nach Infektion ihren Schwanzanhang

Tab. 3.

Längenmessungen von Procercoiden bei 14,5° C.

Alter in Tagen	Länge der Procercoide in μ										Mittelwert
	175	166	180	173	177	174	181	168	167	170	
7	176	178	171	169	165	163	182	174	176	172	174
	168	180	171	170	178	179	178	180	178	177	
	192	179	188	195	198	191	187	189	192	194	
8	188	187	180	201	189	200	191	197	190	188	190
	186	195	199	182	185	184	192	187	190	183	
	227	229	222	215	231	226	221	234	239	220	
9	225	214	230	226	217	228	239	237	231	212	225
	221	232	217	224	232	230	222	216	220	222	
	232	240	239	214	219	236	228	230	227	232	
10	230	233	228	222	229	220	238	219	231	233	228
	221	218	223	225	236	235	237	226	228	224	
	240	232	234	237	233	234	239	235	237	225	
11	234	236	219	240	239	242	245	237	249	230	236
	231	233	241	236	232	228	230	244	240	248	
	257	266	251	258	263	253	250	247	255	241	
12	250	248	254	253	261	259	260	244	249	252	253
	248	253	255	251	245	242	251	258	260	253	
	265	280	278	261	270	275	271	269	274	272	
13	271	266	277	258	289	276	273	265	272	281	271
	270	282	269	273	271	268	267	271	263	266	
	295	299	290	289	312	291	285	288	296	297	
14	299	295	288	303	305	287	291	293	298	309	295
	294	291	293	299	287	294	295	300	293	293	
	340	318	320	316	317	318	329	312	321	298	
15	301	315	311	323	299	336	317	328	322	319	317
	320	339	318	322	312	327	318	304	308	306	
	328	339	330	325	327	331	299	332	345	349	
16	333	334	351	340	321	322	325	331	335	329	334
	342	341	334	338	343	329	337	336	340	334	
	342	357	333	338	342	356	347	352	335	340	
17	341	347	345	350	337	333	346	348	359	353	345
	335	350	342	337	331	360	357	349	344	342	

ausbilden und damit diese Entwicklung als erste unter den drei Versuchsgruppen einleiten.

Das Größenwachstum dauert etwa bis zum 20. bis 25. Tag an, hiernach ist die Entwicklung der Procercoide vollendet. Die Vollendung wird von solchen, die allein einen Cyclops bewohnen, rascher erreicht als von denen, die zu dritt, viert oder zahlreicher ihren Wirt befallen haben. In Cyclopiden mit der Befallsziffer 3:1 sind die Procercoide zu dieser Zeit durchschnittlich 400 bis 420 μ lang.

Ein Absterben von Procercoiden im Cyclops erfolgt nach dem 7. Tag nur selten, so daß die Infektionsstärke von diesem Zeitpunkt an fast unverändert bestehen bleibt.

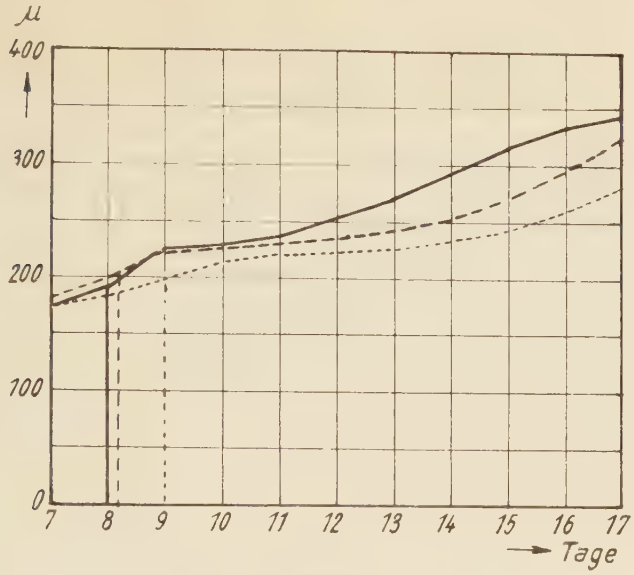

Abb. 5.

Das Wachstum von Procercoiden der Invasionsstärke 3:1 bei Temperaturen von 4 ° C (. . . . .), 14,5° C (———) und 8,5° C (------).

Die senkrechten Linien geben den Zeitpunkt der Ausbildung des Schwanzanhangs an. Die Werte der Ordinate bedeuten: Gesamtlänge in μ, die Abscisse gibt das Alter in Tagen an.

III. Die Invasion des Procercoids.

1. Die Einwanderung des Procercoids in den Magendarmkanal der Regenbogenforelle.

Bevor ich Versuche unternahm, die sich mit der Frage beschäftigen sollten, wie sich Triaenophorus-Procercoide unter verschiedenen Temperatur- und Ernährungsbedingungen in Plerocercoide umwandeln, schien es mir wichtig, festzustellen, wie die Befreiung der mit der Nahrung aufgenommenen Procercoide aus den Wirts-Cyclops erfolgt und wie sich die befreiten Procercoide bis zur Weiterentwicklung verhalten. Versuche hierzu unternahm ich an Regenbogenforellenmaterial und in vitro.

Versuch.

Zehn Brutforellen werden auf zwei Gruppen zu je fünf Tieren verteilt, die Tiere der einen Gruppe werden gleichmäßig und dauernd mit infektionsfreien Cyclops strenuus gefüttert, während die andere Gruppe, um die Einwirkung des Hungerzustands auf Infektion zu prüfen, seit 3×24 Stunden ohne Futter gehalten ist. Zwei Stunden vor Versuchsbeginn werden die Regenbogenforellen einzeln in Drei-Liter-Aquarien gesetzt. In diesen erhalten die Versuchsforellen je 20 infizierte Cyclops. Als Infektionsmaterial werden ausgewachsene, 25 Tage alte Procercoide (Abb. 6) von einer Befallsstärke 6:1 benützt. Die Wassertemperatur beträgt während des Versuchs 16 bis 17° C. Sauerstoff wird mittels Durchlüftung dauernd ergänzt. Untersuchung der Forellen auf eingewanderte Procercoide erfolgt 4, 12, 24, 48 und 72 Stunden nach Nahrungsaufnahme (Tab. 4).

Tab. 4. **Verhalten der Procercoide nach Einwanderung in den Regenbogenforellendarm.** Die in Entwicklung zum Plerocercoid befindlichen Procercoide sind in den Zahlen für Procercoide mit eingerechnet worden.

	Aufgenommene Cycl./Procercoide[1])	Zahl der Procercoide (frei und in Cyclops) im Magen	im Darm	Zahl der nicht mehr auffindbaren Procercoide	Zeitpunkt der Untersuchung
I. Gruppe (Forellen mit regelmäßiger Fütterung)	13/78	5 frei, 24 in Cycl.	3 frei	46	4 Stunden
	14/84	0	10	74	12 „
	17/102	0	8	94	24 „
	12/72	0	4	68	48 „
	7/47	0	0	42	72 „
II. Gruppe (Hungerforellen)	16/96	2 frei, 18 in Cycl.	12 frei, 6 in Cycl.	58	4 „
	19/114	0	27 frei	87	12 „
	17/102	0	22	80	24 „
	17/102	0	4	98	48 „
	18/108	0	6	102	72 „

Das Auswandern der Triaenophorus-Larven aus ihrem Wirt erfolgt in der Mehrzahl der Fälle bereits im Magen der Regenbogenforellen und wird nur bei Hungertieren auch im Darm beobachtet. Ich sah vier Stunden nach Aufnahme der Cyclopiden noch bewegliche Procercoide innerhalb der Cyclops-Schalen im Forellenmagen. Freie Larven im Magen waren selten, sie bewegten sich unter dauernden Kontraktionen sehr rasch, die meisten in Richtung auf den Pylorusmagen zu, darmabwärts. Ob hier eine Orientierungsmöglichkeit besteht, etwa durch die Fermentkonzentrationen, ließ sich nicht feststellen. Deutlich sichtbar war jedenfalls die Neigung, die Magenschleimhaut zu erreichen und an ihr entlangzukriechen.

Abb. 6.

25 Tage altes Procercoid aus einer Befallsstärke 6:1.

Am Schwanzanhang sind 4 Embryonalhaken erkennbar. Im Larvenkörper ist ein feinverteiltes Gefäßnetzsystem zu sehen.

a Trichterförmige Einsenkung am Vorderende.

Im Forellendarm sind gegenüber dem Magen viel häufiger freie Procercoide zu finden. Ich schließe daraus, daß die Procercoide mit großer Schnelligkeit den Darmabschnitt zu erreichen suchen, da sie anders offenbar bald zugrunde gehen. Im Darm dagegen können sie sich tagelang aufhalten; bis zu drei Tagen wurde von mir beobachtet, das gleiche Verhalten stellte Rosen ohne nähere Zahlenangaben bei Barschen fest. Am dritten Tag sah ich bei drei von insgesamt sieben Larven den Beginn einer Entwicklung zum Plerocercoid. (Näheres s. Kap. VI.)

[1]) Zahl der darin enthaltenen Procercoide.

Die Procercoide verlassen den I. Zwischenwirt erst, nachdem dieser durch mechanische oder chemische Einflüsse der Verdauungtätigkeit verletzt ist. Ein selbständiges Verlassen des Cyclops ist den eingeschlossenen Parasiten trotz lebhafter, mit starken Kontraktionen verbundener Bewegungen nicht möglich. Der Wirts-Cyclops wird in der Regel zwischen den Thorakalsegmenten verlassen. Solche Auswanderungen sah ich hinter dem 2., 3. und 4. Segment.

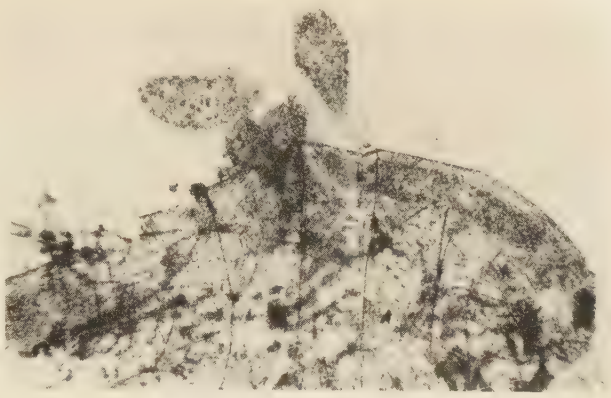

Abb. 7.

Procercoide verlassen ihren Wirts-Cyclops hinter dem 3. Thorakalsegment.

Auffallenderweise zeigen die Hungerforellen des Versuchs einen viel stärkeren Prozentsatz eingewanderter Procercoide als die vorgefütterten Tiere (Tab. 4). Nach 12 und 24 Stunden finden wir die Verhältniswerte $12\,\% : 24\,\%$ und $8\,\% : 21\,\%$. Eine Erklärung für dies Verhalten wird in Teil VI der vorliegenden Arbeit gegeben werden.

2. Das Verhalten des Procercoids in künstlicher Verdauungslösung.

Um eine Vergleichsmöglichkeit für die Wirkung des Magensaftes auf Procercoide von Triaenophorus nodulosus zu haben, wurde ein Versuch mit künstlicher Verdauung angesetzt.

Versuch.

Zehn freie und zehn in zusammen vier Cyclopiden eingeschlossene Procercoide werden in eine Verdauungslösung von $0.1\,\%$ HCl und $0.6\,\%$ Pepsin gebracht.

Von den zehn freien Procercoiden zeigen acht Stück nach Ablauf von zwei Stunden keinerlei Bewegungserscheinungen mehr, bei den restlichen zwei werden unter Zugabe von verdünnter Salzsäure einige Kontraktionen beobachtet. Die zehn in Cyclops eingeschlossenen Procercoide dagegen sind noch sämtlich am Leben und zum Teil in lebhafter Bewegung begriffen. Im Schutze des Cyclops-Panzers können also die Procercoide einen Aufenthalt in Verdauungslösung zwei Stunden ohne merkliche Schädigung überstehen[1]).

[1]) Es ist bemerkenswert, daß die Cyclopiden bereits abgestorben waren. Ein Überleben der toten Cyclops durch ihre Parasiten wurde auch bei anderen Versuchen festgestellt. So sterben zum Beispiel Cyclops strenuus in Methylenblaulösung (1:30000) bald ab, während die eingeschlossenen Procercoide noch nach mehr als fünf Stunden am Leben sind.

IV. Durchgangs- und Verdauungsgeschwindigkeit von C.-strenuus-Nahrung in Magen und Darm von Regenbogenforellen.

1. Versuche mit Brutforellen.

Die Untersuchungen über Verdauungsgeschwindigkeit bei Fischen wurden zumeist unter zwei verschiedenen Gesichtspunkten durchgeführt. Die eine Gruppe der Untersuchungen beschäftigt sich mit der Frage nach dem Zeitpunkt, zu dem die verfütterten Nahrungsbestandteile im Magendarmkanal der Versuchstiere einen bestimmten Grad der Verdauung erreicht haben. Die zweite Gruppe versteht unter Verdauungsgeschwindigkeit die Zeitdauer, in der eine Speiseportion bestimmte Abschnitte des Verdauungsweges zurückgelegt hat. Scheuring bezeichnet in seinen Untersuchungen über die Gültigkeit der van 't Hoffschen Regel bei Fischen als Maß der Verdauungsgeschwindigkeit die Zeit, innerhalb derer bei gleich großen und gleichmäßig vorbehandelten Tieren gleiche Nahrungsmengen verdaut werden. Wohlgemuth betrachtete den Zeitpunkt der Verdauung, „wenn der Magen leer war oder nur noch unverdaulichen Ballast (Häute, Schalen) enthielt".

Untersuchungen über das Verhalten von Copepoden im Magendarmtrakt von Regenbogenforellen liegen in der mir zugänglichen Literatur nicht vor. Lediglich über Daphniden werden von Wohlgemuth Angaben gemacht. Er stellt bei Verfütterung an achtwöchige Regenbogenforellenbrut nach $3^1/_2$ Stunden Schalen und anverdaute Reste im Magen fest. Cornelius gibt das gleiche für einsömmerige Regenbogenforellen an.

Im folgenden unterscheide ich zwischen Durchgangsgeschwindigkeit als Maß für die mechanische Fortbewegung von Nahrungsbestandteilen im Magendarmkanal und Verdauungsgeschwindigkeit als Bezeichnung für die Aufbereitungstätigkeit von Nahrung im Verdauungstrakt der Versuchstiere. Ich untersuche in vorher festgesetzten Zeitabständen den unter verschiedenen Fütterungsverhältnissen und Temperaturbedingungen zurückgelegten Weg und dabei erreichten Zustand der Nahrung.

Für die Versuche werden Glasaquarien von 3 Liter Inhalt verwandt. Die für die Untersuchungen benötigten Forellen sind von gleichem Alter (etwa 10 Wochen) und gleicher Länge. Sie werden in zwei Gruppen geteilt, derart, daß die Tiere der einen Gruppe regelmäßig mit Rindermilz gefüttert werden, während die Tiere der anderen mindestens 3×24 Stunden lang vor Versuchsbeginn ohne Futter bleiben. Zwei Stunden vor Beginn der Versuche werden die Forellen zu je vier in die Versuchsaquarien gebracht. Hierzu werden möglichst Tiere gewählt, die in den Hälteraquarien ein ruhiges Benehmen gezeigt haben und im Fall der Versuchsgruppe I einen gleichmäßigen Stand der Nahrungsaufnahme aufweisen. Die Fütterung mit Cyclops strenuus wird einheitlich für sämtliche Versuche dieser Art auf die Dauer einer Stunde begrenzt. Die Aufnahme erfolgt stets bei Temperaturen von 14 bis 15 °C; es war diese Regelung auch für den Fall notwendig, daß die Verdauung bei niederen Temperaturen geprüft werden sollte, weil eine gleichmäßige Nahrungsaufnahme im Kälteversuch nicht zu erreichen war. Nach abgeschlossener Fütterung werden die Versuchsforellen bei Temperaturen von 14 bis 15° C und 2 bis 4° C gehalten. Die Abkühlung auf 2 bis 4° C erfolgt in etwa 20 Minuten und wird von

den Tieren gut vertragen. Zu drei verschiedenen Zeiten, 4, 7 und 14 Stunden nach Beginn der Versuchsfütterung, werden die Forellen abgetötet und frisch untersucht.

Gruppe I. Tiere mit regelmäßiger Milzvorfütterung.

Erklärung der Zeichen: Unter „Befund nach x Stunden" ist eingetragen, in welchen Eingeweideteilen (zum Vergleich siehe Abb. 8) Cyclops-Nahrung gefunden wird. Unter „Grad der Verdauung" bedeutet 1.: Die Verdauung hat noch nicht eingesetzt. 2.: Die Nahrung ist anverdaut, der Darm der Cyclops ist nicht mehr erkennbar, einzelne Borsten an den Fulcra und Antennen haben sich gelöst, das Receptaculum seminis ist zerstört. Die Antennenglieder sind jedoch noch im Zusammenhang erhalten, die Augenpunkte sind kenntlich und die Segmente miteinander verbunden. 3.: Die Nahrung ist in voller Verdauung begriffen, Augenpunkte sind zerstört, Segmente und Extremitäten aus ihrem Zusammenhang gelöst. Ein Diagonalstrich („/") bedeutet: scharfe Abgrenzung.

Tab. 5.

Lfd. Nr.	Befund nach 4 Stunden	Grad der Verdauung	Füllungsgrad
	Temperatur: 14 bis 15° C		
1	Fundus	1. 2.	mittel
2	Fundus, Pylorusmagen	1./2.	schwach
3	Fundus	1./2.	stark
4	Fundus	1. 2.	stark
	Temperatur: 2 bis 4° C		
5	Fundus	1.	mittel
6	Fundus	1.	mittel
7	Fundus	1./2.	schwach
8	Fundus	1.	mittel

Tab. 6.

Lfd. Nr.	Befund nach 7 Stunden	Grad der Verdauung	Füllungsgrad
	Temperatur: 14 bis 15° C		
9	Fundus, Pylorusmagen	2.	mittel
10	Fundus, P.-Magen, P.-Darm	2./Pylorusdarm 3.	mittel
11	Fundus, Pylorusmagen	2. 3.	stark
12	Pylorusmagen	3.	schwach
	Temperatur: 2 bis 4° C		
13	Fundus, Pylorusmagen	1. 2.	mittel
14	Fundus	1. 2.	schwach
15	Fundus, Pylorusdarm	2.	mittel
16	Fundus	2.	mittel
Lfd. Nr.	Befund nach 14 Stunden	Grad der Verdauung	Füllungsgrad
	Temperatur: 14 bis 15° C		
17	Fundus, P.-Magen, P.-Darm	2.	mittel
18	Fundus bis Enddarm	2. 3.	mittel
19	Fundus, P.-Magen, P.-Darm	2. 3.	stark
20	Fundus, P.-Magen, P.-Darm	2. 3.	mittel
	Temperatur: 2 bis 4° C		
21	Fundus	2.	mittel
22	Fundus, Pylorusdarm	2.	mittel
23	Fundus	2.	schwach
24	Fundus, Enddarm	1. 2./Enddarm 2.	stark

Tab. 7. **Gruppe II. Tiere, die seit 3×24 Stunden vor Versuch gehungert haben.**

Lfd. Nr.	Befund nach 4 Stunden	Grad der Verdauung	Füllungsgrad
	Temperatur: 14 bis 15° C		
25	Fundus, Pylorusmagen	1. 2.	mittel
26	Fundus bis Enddarm	1.	stark
27	Fundus, Pylorusdarm	1. 2.	mittel
28	Fundus bis Pylorusdarm	1. 2./Pylorusdarm 2.	mittel
	Temperatur: 2 bis 4° C		
29	Fundus	1.	mittel
30	Fundus	1.	mittel
31	Fundus	1.	schwach
32	Fundus bis Pylorusdarm	1.	stark
Lfd. Nr.	Befund nach 7 Stunden	Grad der Verdauung	Füllungsgrad
	Temperatur: 14 bis 15° C		
33	Pylorusdarm, Enddarm	2. 3.	mittel
34	Pylorusmagen bis Enddarm	2. 3./Enddarm 1.	mittel
35	Fundus bis Enddarm	3./Enddarm 1. 3.	mittel
36	Pylorusdarm, Enddarm	3.	mittel
	Temperatur: 2 bis 4° C		
37	Fundus bis Enddarm	1./Pylorusdarm 2.	stark
38	Fundus	2.	stark
39	Fundus bis Enddarm	1. 2. 3.	stark
40	Fundus, Pylorusdarm	2.	schwach
Lfd. Nr.	Befund nach 14 Stunden	Grad der Verdauung	Füllungsgrad
	Temperatur: 14 bis 15° C		
41	Pylorusdarm, Enddarm	2. 3.	mittel
42	Enddarm	3.	mittel
43	Pylorusdarm, Enddarm	3.	schwach
44	Pylorusdarm, Enddarm	2. 3.	schwach
	Temperatur: 2 bis 4° C		
45	Fundus, Pylorusmagen	2. 3.	schwach
46	Fundus, Pylorusdarm, Enddarm	2.	mittel
47	Pylorusmagen, Pylorusdarm	2. 3.	mittel
48	Fundus, Pylorus	1. 2.	stark

Ein Vergleich der Tabellen 5, 6 und 7 ergibt ein völlig verschiedenes Bild der Durchgangsgeschwindigkeit von Cyclops-Nahrung im Magendarmkanal vorgefütterter und hungernder Regenbogenforellenbrut. Bei den Versuchstieren aus der Gruppe I (siehe Abb. 8) bleibt nahezu die gesamte Nahrung während der ersten vier Stunden im Fundusmagen. Nach sieben Stunden ist sie bis zum Pylorusdarm vorgerückt, und erst 14 Stunden nach erfolgter Nahrungsaufnahme haben sich die Futtercyclopiden über den gesamten Verdauungstrakt verteilt. Eine Erklärung für dies Verhalten ist durch die ein Nachdrängen weiterer Nahrung verhindernde, vorgefütterte Milz von vornherein gegeben. Es ist jedoch zu beachten, daß Milz und Cyclopiden bereits nach kurzer Zeit infolge der Verdauungsbewegungen des Magens einen innig vermischten Brei bilden derart, daß die Reihenfolge dieser beiden Futtermittel oft geradezu umgekehrt erscheint. Die Tiere der Gruppe II zeigen bei 14 bis 15° C eine viel schnellere Verteilung der Nahrung über den Ver-

dauungstrakt als die der Gruppe I. Bereits nach 4 bis 7 Stunden haben die ersten, meist noch völlig unversehrten Cyclopiden den Enddarm erreicht. Sieben Stunden nach der Nahrungsaufnahme ist der Fundusmagen in der Regel leer, 14 Stunden nach Fütterung liegen nur noch schwache Reste der Nahrung im Darm.

Einen hemmenden Einfluß auf die Durchgangsgeschwindigkeit der Nahrung in Forellen beider Versuchsgruppen üben niedere Temperaturen aus. Bei Forellen der Gruppe I wird in vielen Fällen ein Verlassen des Fundusmagens 14 Stunden lang durch den Aufenthalt in Wasser von 2 bis 4° C verhindert. Auch bei Hungertieren wird die Cyclops-Nahrung wesentlich länger im Fundus zurückgehalten, als dies bei höheren Temperaturen der Fall ist.

Ein Unterschied in der eigentlichen Verdauungsgeschwindigkeit und Verdauungstätigkeit ist bei den Gruppen I und II nicht festzustellen. Für die Wirkung der Verdauungssäfte ist es offenbar gleichgültig, ob der Nahrung schon Speise-

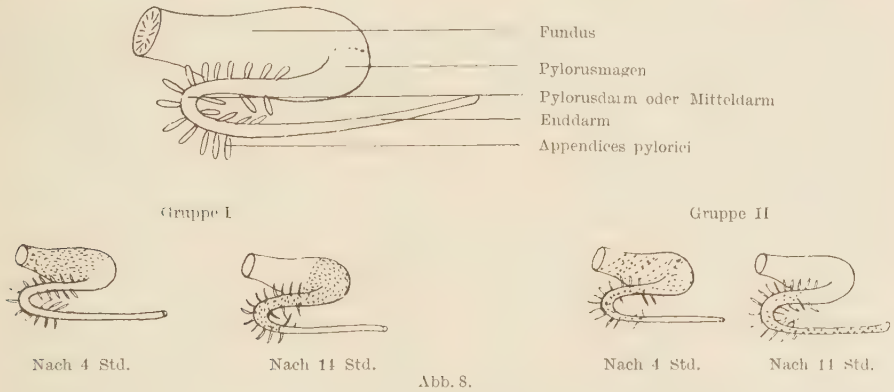

Abb. 8.

Verteilung der Nahrung (durch Punkte angedeutet) bei 14 bis 15° C.

portionen vorhergegangen sind oder nicht. Einen merklichen Einfluß üben jedoch verschiedene Temperaturen aus, wie nach der van 't Hoffschen Regel zu erwarten war. Doch ist das entstehende Bild innerhalb der einzelnen Magen- und Darmabschnitte keineswegs einheitlich. Im vorderen Fundus-Teil ist die Verdauungstätigkeit bei 4° C sehr stark herabgesetzt, im hinteren dagegen geht die Aufbereitung der Nahrung fast mit der gleichen Geschwindigkeit vor sich wie bei einer Temperatur von 14° C. Im Darm finden sich (Lfd. Nr. 41 bis 48) nach 14 Stunden bei 4° C und 14° C durchaus ähnliche Stadien der Verdauung. Es entsteht der Eindruck, als wäre die Verdauungsgeschwindigkeit s. str. weniger von der chemischen Reaktionsfähigkeit als vielmehr von Faktoren der mechanischen Bewegung der Nahrung im Darm, der Sekretmengen und Sekretkonzentrationen abhängig. Von Vonk wird bereits auf die vom Optimum der Pepsinverdauung abweichende Säurekonzentration im Hechtmagen hingewiesen. Wunder vermutet, daß die Verdauungsfermente der verschiedenen Raubfische „bei verschiedener Temperatur die Hauptwirkung entfalten". Ich glaube bestätigen zu können, daß bei Regenbogenforellen der Bereich voller Wirksamkeit ihrer Verdauungssäfte sich auf niedrigere Temperaturen erstreckt, als dies bei nicht forellenartigen Fischen beobachtet wurde.

Von verschiedenen Autoren (Karsinkin, Scheuring) wird darauf hingewiesen, daß die Durchgangsgeschwindigkeit durch nachfolgende Nahrungsmengen erhöht wird. Karsinkin beobachtete bei Plötzen die Beschleunigung des Durchgangs einer Speiseportion durch die folgende bis zu $1\frac{1}{2}$ Stunden. Scheuring stellt bei Schlammpeitzgern (Enchyträenfütterung) in engen Grenzen eine Abhängigkeit der Verdauungszeit von den aufgenommenen Nahrungsmengen fest.

Die Prüfung dieser Frage bei Regenbogenforellenbrut nahm ich nur bei einer Temperatur von 14° C vor, da die Verlangsamung der Verdauungsvorgänge bei niederen Temperaturen ein klares Bild nicht erwarten ließ und die geringe Freßlust der Versuchsforellen bei 2 bis 4° C das Gelingen eines Versuchs in Frage stellte. Zum Versuch nahm ich Forellen der Gruppe I (Tiere mit regelmäßiger Milzvorfütterung). Die Versuchstiere erhalten nach einstündiger Cyclops-Fütterung Rindermilz bis zu Ende des Versuchs.

Tab. 8. **Versuche mit Nachfütterung bei 14° C.**

Lfd. Nr.	Befund nach 4 Stunden	Grad der Verdauung	Füllungsgrad
49	Fundus, Pylorusmagen	1.	stark
50	„ „	1.	stark
51	„ „	1. 2.	stark
52	Fundus	1. 2.	stark
	Befund nach 7 Stunden		
53	Fundus, Pylorusmagen	2.	mittel
54	Pylorusmagen, Pylorusdarm	2.	stark
55	Fundus, Pylorusmagen und -darm	2. 3.	stark
56	„ „ „ „	2. 3.	stark
	Befund nach 14 Stunden		
57	Pylorusdarm, Enddarm	2. 3.	mittel
58	Pylorusmagen bis Enddarm	3.	mittel
59	Fundus bis Enddarm	2. 3.	mittel
60	Pylorusdarm, Enddarm	3.	mittel

Die Versuche zeigen 7 Stunden und 14 Stunden nach Fütterung eine deutliche Beschleunigung sowohl der Anfangsteile wie der zuletzt aufgenommenen Teile der Cyclops-Nahrung gegenüber den unter gleichen sonstigen Versuchsbedingungen ohne Nachfütterung gehaltenen Tieren (vgl. Tab. 5 und 6). Eine Bestimmung der Beschleunigung nach Stunden hat nur bedingt Gültigkeit, da sie sich je nach der Temperaturstufe als auch dem Zeitpunkt der Verdauung ändert. Im vorliegenden Fall beträgt um die 7. Stunde die Beschleunigung des Nahrungsdurchgangs etwa 2 Stunden. Der Übergang der ersten Nahrungsteile aus dem Fundus in den Pylorusmagen, der sonst etwa um die 6. Stunde erfolgt, findet hier schon um die 4. Stunde statt.

2. Versuche mit einsömmerigen Regenbogenforellen.

Von Karsinkin und Hatheway wurde darauf hingewiesen, daß junge Fische rascher verdauen als erwachsene. Zur Prüfung dieser Frage bei Regenbogenforellen wurden Versuche mit einsömmerigen Tieren gemacht, die ich in gleicher Weise durchführte wie die Versuche mit Brutforellen. Versuchsanordnung geschah wie

oben (S. 16) beschrieben. Statt 3-Liter-Aquarien benutzte ich größere Hälteraquarien von 40 Liter Inhalt, um eine Beeinträchtigung der Nahrungsaufnahme zu verhindern.

Tab. 9. **Gruppe I.**

Lfd. Nr.	Befund nach 4 Stunden	Grad der Verdauung	Füllungsgrad
1	Fundus	1.	mittel
2	Fundus-Vorderteil	1.	mittel
3	Fundus	1. 2.	mittel
4	Fundus, Pylorusmagen	1. 2.	stark
	Temperatur: 2—4° C		
5	Fundus	1.	mittel
6	,,	1.	schwach
7	Fundus, Pylorusdarm	1.	stark
8	Fundus	1.	mittel
Lfd. Nr.	Befund nach 7 Stunden	Grad der Verdauung	Füllungsgrad
	Temperatur: 14—15° C		
9	Fundus	2.	mittel
10	,,	1. 2.	mittel
11	Fundus, Pylorusmagen	2.	stark
12	,, ,,	2.	stark
	Temperatur: 2—4° C		
13	Fundus	2.	mittel
14	,,	1. 2.	mittel
15	,,	1. 2.	mittel
16	,,	2.	schwach
Lfd. Nr.	Befund nach 14 Stunden	Grad der Verdauung	Füllungsgrad
	Temperatur: 14—15° C		
17	Fundus, Pylorusdarm	2. 3.	mittel
18	Pylorusmagen und -darm	3.	schwach
19	Fundus, Pylorusmagen	2. 3.	mittel
20	Fundus bis Enddarm	2. 3.	mittel
	Temperatur: 2—4° C		
21	Fundus	2. 3.	mittel
22	Fundus, Pylorusmagen	2. 3.	schwach
23	Fundus-Endteil	3.	schwach
24	Fundus bis Enddarm	2. 3.	stark

Die Verdauungsgeschwindigkeit innerhalb der beiden Versuchstemperaturen läßt ähnlich wie bei den Versuchen mit Brutforellen eine gewisse Herabsetzung bei niedriger Temperatur erkennen. Dem absoluten Werte nach stimmt sie an den drei verschiedenen Zeitpunkten etwa mit den Ergebnissen bei Brutforellen überein. Allerdings sind die Unterschiede innerhalb der einzelnen Versuchsgruppen größer und damit Unregelmäßigkeiten häufiger, als ich sie bei den 10 Wochen alten Tieren beobachtet habe. Ähnlich fand ich größere Schwankungen in der Durchgangsgeschwindigkeit innerhalb gleichartiger Versuchsgruppen (Lfd. Nr. 33 bis 36 und 45 bis 48). Übereinstimmend ist das Verhalten der Durchgangs-

Tab. 10. **Gruppe II.**

Lfd. Nr.	Befund nach 4 Stunden	Grad der Verdauung	Füllungsgrad
	Temperatur: 14—15° C		
25	Fundus, Pylorusmagen	1.	mittel
26	„ „	1. 2.	mittel
27	Fundus bis Pylorusdarm	1. 2.	stark
28	Fundus	1.	mittel
	Temperatur: 2—4° C		
29	Fundus	1.	mittel
30	„	1.	mittel
31	„	1.	stark
32	„	1. 2.	schwach
Lfd. Nr.	Befund nach 7 Stunden	Grad der Verdauung	Füllungsgrad
	Temperatur: 14—15° C		
33	Fundus bis Pylorusdarm	2.	mittel
34	Pylorusmagen bis Enddarm	2. 3.	mittel
35	Fundus	3.	schwach
36	Fundus, Pylorusmagen	1. 2. 3.	mittel
	Temperatur: 2—4° C		
37	Fundus, Pylorusmagen	1. 2.	schwach
38	„	2.	mittel
39	„	1.	mittel
40	Pylorusmagen	1.	schwach
Lfd. Nr.	Befund nach 14 Stunden	Grad der Verdauung	Füllungsgrad
	Temperatur: 14—15° C		
41	Fundus bis Enddarm	1. 2. 3.	mittel
42	Pylorus bis Enddarm	2. 3.	mittel
43	Fundus bis Enddarm	2. 3.	mittel
44	„ „ „	2. 3.	stark
	Temperatur: 2—4° C		
45	Fundus bis Pylorusdarm	2. 3.	mittel
46	Fundus	1. 2. 3.	mittel
47	Pylorusmagen und -darm	2. 3.	schwach
48	Fundus bis Pylorusdarm	1. 2.	mittel

geschwindigkeit bei niedriger Temperatur, indem auch hier eine starke Verlangsamung erfolgt.

Wesentliche Unterschiede von Brutforellen und einsömmerigen Tieren ergeben sich jedoch beim Betrachten der Durchgangsgeschwindigkeit zum gleichen Zeitpunkt. Hier ergibt sich, daß die Nahrung in den einzelnen Teilen des Verdauungstraktes einsömmeriger Tiere wesentlich länger zurückgehalten wird, als das bei Brut der Fall ist. Während bei Brutforellen (Gruppe II, 14° C) die Nahrung den Fundusmagen nach 7 Stunden fast vollständig verlassen hat und die ersten Teile der Nahrung den Enddarm schon nach 4 Stunden erreicht haben, ruht bei einsömmerigen Tieren des Parallelversuchs die Hauptmasse der aufgenommenen Nahrung noch im Endteil des Fundusmagens (Tab. 7 und 9). Bei diesen erfolgt ein Verlassen des Fundusmagens erst um die 14. Verdauungsstunde.

V. Lokalisation, Aufbau und Tätigkeit der Magendrüsen von einsömmerigen Regenbogenforellen.

Während die Durchgangsgeschwindigkeit der Nahrung bei Regenbogenforellenbrut und einsömmerigen Tieren bestimmte, an Ernährungszustand und Temperatur gebundene Regelmäßigkeiten aufweist, zeigt die eigentliche Verdauungstätigkeit starke individuelle und allgemeine Verschiedenheiten innerhalb der einzelnen Versuchsgruppen, deren Aufklärung um so schwieriger ist, als hier sekretorische Vorgänge und chemische Umwandlungsprozesse ineinander übergehen.

Da über beide Gruppen von Fragen bei Fischen nur lückenhafte Kenntnisse herrschen, insbesondere über die Einwirkung von Temperatur und Verdauungszustand auf Stärke der Sezernierungstätigkeit und Aktivität der Verdauungssekrete nur Vermutungen bestehen, kann die quantitative Bedeutung der chemischen Vorgänge bei der Invasion von Triaenophorus-Larven in den Eingeweidetrakt der Regenbogenforellen nicht voll in Betracht gezogen werden. Es sollen jedoch drei Fragen der Sezernierungstätigkeit des Forellenmagens untersucht werden, die zur Klärung der Einwanderungsvorgänge beitragen können.

a) Die Lokalisation der Magendrüsen. Ich erwähnte bereits, daß im Endabschnitt des Fundusmagens die stärkste Verdauungstätigkeit zu beobachten ist. Ich fertigte zur Prüfung dieser Verhältnisse Serienschnitte von Regenbogenforellenmägen an. Ich kam dabei zu folgendem Ergebnis: Die Magendrüsen der Regenbogenforellen sind auf den Vordermagen, also den Fundusteil des Magens, beschränkt. Sie beginnen in der hinteren Hälfte dieses Magenabschnitts und erreichen ihre stärkste Ausbildung etwa in vier Fünfteln der Funduslänge. Gegen den Pylorus-Teil des Magens zu werden sie an Zahl und Größe geringer, um mit Überschreiten des Magenwinkels beim Eintreten in den Pylorusmagen gänzlich aufzuhören.

b) Der Bau der Fundusdrüsen ähnelt, wie Oppel für Trutta fario bereits angibt, dem der Magendrüsen des Hechtes. Die Einmündung der Fundusdrüsen in den Magenhohlraum ist der Ausbildung des Magenepithels angepaßt. Die Magenoberfläche weist eine große Anzahl von Magengrübchen auf, welche ihrerseits in eine bis drei oder mehr Sekundärgruben aufgeteilt sind. In ein solches Sekundärgrübchen mündet der Endabschnitt eines Drüsenschlauches, der seinerseits wieder aus Schläuchen ersten, zweiten und häufig dritten Grades zusammengesetzt ist. Hierdurch wird bewirkt, daß in dem engen Bereich der sezernierenden Oberfläche eine starke Anhäufung von Drüsen und Drüsenzellen gewährleistet ist.

c) Nach vorhergehendem Hungerzustand setzt die Sezernierungstätigkeit der Fundusdrüsenzellen etwa 2½ bis 3 Stunden von der ersten Nahrungsaufnahme an gerechnet ein. Die Sezernierung wird kenntlich an Vergrößerung der Drüsenlumen, Anfüllung der Zellen mit feinen Sekrettröpfchen und Verlagerung des Zellkerns, der sonst frei im unteren Drittel der Zelle ruhend, nunmehr eng an den Zellenboden angepreßt erscheint. Versuche, die bei niedrigen Temperaturen gemacht wurden, wobei die Nahrungsaufnahme unter 4 C erfolgte, ließen eine Verlangsamung im Einsatz der Sekretentwicklung nicht erkennen.

VI. Die Entwicklung des Procercoids zum Plerocercoid unter verschiedenen Ernährungsbedingungen des zweiten Zwischenwirts und abgeänderten Temperaturverhältnissen.

Die Infektionsversuche mit Procercoiden von Triaenophorus nodulosus werden ähnlich den in Kap. III beschriebenen vorbereitet. Für Brutforellen verwende ich 3-Liter-Aquarien, für einsömmerige Tiere Aquarien von 30 Liter Inhalt. Zu Fütterungen wird außer dem Infektionsmaterial nur Rindermilz verwendet. Die Infektionsfütterungen nehme ich nur bei 14,5° C vor, den einzeln gehaltenen Versuchstieren wird hierbei eine abgezählte Menge Cyclopiden von bekannter Infektionsstärke gegeben. Nach einer Stunde, bei Versuchen mit 2 bis 4° C nach 40 Minuten, um eine Beeinflussung des Kälteversuchs durch höhere Temperatur möglichst zu verhindern, werden die Forellen in Hälteraquarien gebracht und, gegebenenfalls nach erfolgter Abkühlung, in der festgesetzten Temperaturstufe weiterhin gehalten. Soweit nicht durch den Versuch anders bedingt, füttere ich die infizierten Forellen erst ab der 6. Stunde nach abgeschlossener Infektion. Die Zahl der von den Forellen aufgenommenen Procercoide kann aus der Zahl der nicht gefressenen Cyclopiden errechnet werden.

Invasionsfähiges Cyclops-Material stand von Ende Januar bis Anfang Juni zur Verfügung. Es kamen Stadien von 7 bis 28 Tagen Alter zur Verwendung. Die Größe der Befallsstärke der verwendeten Cyclops-Infektionen schwankte zwischen 1 : 1 und 8 : 1. Für die Durchführung der Invasionsversuche züchtete ich insgesamt etwa 20000 Procercoide in rund 8000 Cyclops strenuus.

Die nachfolgend angestellten Versuche dienten vorwiegend der Feststellung, wieweit verschiedene Temperaturen sowie Ernährungs- und Verdauungsverhältnisse der Versuchstiere einen Einfluß auf die Umwandlung des Procercoids zum Plerocercoid besitzen. Es sollten diese Fragen für zwei verschiedene Altersstadien von Versuchsfischen geklärt werden. Außerdem ergab sich jedoch noch während der Versuche die Möglichkeit, einige biologische Daten im Entwicklungszyklus von Tr. nodulosus zu ergänzen, die in den vorwiegend morphologisch-anatomischen Arbeiten von Rosen und Scheuring keine Erwähnung gefunden haben.

Die Untersuchung der Versuchstiere auf eingewanderte Plerocercoide wurde am 10. bis 12. Tag nach Infektion vorgenommen.

I. Versuche mit Brutforellen.

Gruppe I. Regenbogenforellen mit Milzvorfütterung.

a) Ohne Nachfütterung.

Procercoid-Alter	18	19	22	Tage
Befallsstärke	4,1	4,1	5	Proc./Cycl.
Temperatur	14,5	9,5	2—4	° C
Lfd. Nr.	1—10	11—20	21—30	
Aufgenommene Procercoide zusammen	919	947	855	Stück
Zahl der entwickelten Plerocercoide	9	5	1	Stück
Entwicklungsfaktor $\frac{\text{Plerocercoid}}{\text{Procercoid}}$	1	0,5	0,1	%

b) Forellen mit Nachfütterung unmittelbar nach Infektion.

Procercoid-Alter	20	20	23	Tage
Befallsstärke	4,1	4,1	5	Proc./Cycl.
Temperatur	14,5	9,5	2—4	° C
Lfd. Nr.	31—40	41—50	51—60	
Aufgenommene Procercoide zusammen	438	1024	975	Stück
Zahl der entwickelten Plerocercoide	6	2	0	Stück
Entwicklungsfaktor $\frac{\text{Plerocercoid}}{\text{Procercoid}}$	1,4	0,2	0	%

Gruppe II. Regenbogenforellen, die seit 3 × 24 Stunden gehungert haben.

Procercoid-Alter	19	19	19	Tage
Befallsstärke	3,2	3,2	3,2	Proc./Cycl.
Temperatur	14,5	9,5	2—4	° C
Lfd. Nr.	61—70	71—80	81—90	
Aufgenommene Procercoide zusammen	740	1253	912	Stück
Entwickelte Plerocercoide	16	26	8	Stück
Entwicklungsfaktor $\frac{\text{Plerocercoid}}{\text{Procercoid}}$	2,2	2,1	0,9	%

Nachdem ich durch die oben angeführten Versuche den günstigsten Infektionsweg bei Hungerforellen unter Temperaturen von 9 bis 14° C gefunden hatte, ging ich daran, zu prüfen, wie alt die Procercoide für eine erfolgreiche Infektion sein müßten.

Versuch.

Mit einem Cyclops-Material von der Befallsstärke 3,8 : 1 werden an mehreren aufeinanderfolgenden Tagen je zwei Brutforellen infiziert. Es wird darauf geachtet, daß reichlich Infektionsmaterial aufgenommen wird.

Alter der Procercoide	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Tage
Entwickelte Plerocercoide	0	0	0	0	0	0	0	3	2	Stück

Das Procercoid von Triaenophorus nodulosus erlangt demnach mit dem 14. Tage die Fähigkeit, sich in ein Plerocercoid umzuwandeln.

2. Versuche mit einsömmerigen Forellen.

Gruppe I. Regenbogenforellen mit Milzvorfütterung.

Procercoid-Alter	24	28	28	Tage
Befallsstärke	8	4,5	4,5	Proc./Cycl.
Temperatur	14,5	9,5	2—4	° C
Lfd. Nr.	1—10	11—20	21—30	
Aufgenommene Procercoide zusammen	1642	720	324	Stück
Entwickelte Plerocercoide	7	9	0	Stück
Entwicklungsfaktor $\frac{\text{Plerocercoid}}{\text{Procercoid}}$	0,4	1,3	0	%

Gruppe II. Regenbogenforellen, die seit 3 × 24 Stunden gehungert haben.

Procercoid-Alter	18	18	19	Tage
Befallsstärke	4	4	4	Proc./Cycl.
Temperatur	14,5	9,5	2—4	° C
Lfd. Nr.	31—40	41—50	51—60	
Aufgenommene Procercoide zusammen	1252	1060	844	Stück
Entwickelte Plerocercoide	17	12	3	Stück
Entwicklungsfaktor $\frac{\text{Plerocercoid}}{\text{Procercoid}}$	1,4	1,1	0,4	%

Der Vorgang der Ausbildung zum Plerocercoid in Darm und Leibeshöhle der Regenbogenforelle zeigt für gewöhnlich große Verschiedenheiten. Die Länge der von mir gefundenen Larven schwankte zwischen 0,5 und 32 mm bei längstens 12 Tagen Entwicklungsdauer, ihr Aufenthaltsort war in der Mehrzahl der Fälle die Leibeshöhle, in die die Plerocercoide nach Durchbrechen der Darmwand gelangt waren. Einige Larven fanden sich auch am 10. Tag nach Infektion noch im Darm vor, zahlreiche waren auf dem Weg in die Leibeshöhle und lagen in Submucosa, Muscularis und Serosa des Darmes. Ich konnte den 3. Tag nach Infektion als frühesten Zeitpunkt des Darmdurchbruchs ermitteln. In der Regel besitzen die einwandernden Plerocercoide schon deutlich Bandwurmcharakter, eine derbe, stark gefaltete und geringelte Cuticula ist ausgebildet, Subcuticular- und Längsmuskulatur ist vorhanden und die Anlage der Genitalorgane gut sichtbar (Abb. 9). Erste Ausbildung dieserart konnte ich 1¾ Tag nach Infektion beobachten. Am zweiten Tag liegen bereits entwickelte Larven in zahlreichen Windungen aufgeknäuelt im Forellendarm (Abb. 10).

Die angestellten Versuche zeigen deutlich die Einwirkung der Temperaturverhältnisse auf die Einwanderung von Larven des Triaenophorus nodulosus in Regenbogenforellen. Die Infektion der Tiere in Temperaturstufen von 9,5 und 14,5° C ergab regelmäßig bessere Resulate als bei 2 bis 4° C. Auch die Art der Nahrungsaufnahme macht sich in der Invasionsfähigkeit bemerkbar. Die Infektion der Tiere mit Milzvorfütterung war in der Regel weniger erfolgreich als die mit Hungerforellen vorgenommene. Grundsätzliche Unterschiede im Verhalten von Brut und einsömmerigen Tieren konnte ich nicht feststellen, die absoluten Einwanderungswerte liegen jedoch für Brutforellen etwas höher als für einsömmerige.

Zur Erklärung der Ergebnisse ziehe ich in erster Linie die in Kap. IV gemachten Verdauungsversuche heran. Für das Zustandekommen einer starken Infektion ist vor allem eine hohe Durchgangsgeschwindigkeit erforderlich, die eine rasche Passage des Magens ermöglicht. Aus dem Verdauungsversuch in vitro und den Beobachtungen an freien Procercoiden im Darm geht hervor, daß der Magenaufenthalt von den einwandernden Procercoiden nur kurze Zeit ertragen werden kann. Im Fall der Hungertiere wird nun vor Beginn der Sezernierung ein rasches Verlassen des Magens wenigstens für einen Teil der Nahrung ermöglicht, während bei Vorfütterung die Procercoide der Verdauungstätigkeit im Magen ausgesetzt werden. In gleicher Weise ist das Verhalten in verschiedenen Temperaturstufen zu erklären. Während 9 bis 16° C als Normaltemperatur angesehen werden können, bei der eine stete Entwicklung von Plerocercoiden stattfindet, setzen Temperaturen unter 4° C die Durchgangsgeschwindigkeit der Nahrung derart herab, daß auch bei geringerer Verdauungsintensität eine fast restlose Abtötung der Procercoide erfolgt.

VII. Immunität.

1. Zur Frage der Immunität bei Cestoden.

Die Frage der Immunität bei Cestoden ist vornehmlich an Säugetieren untersucht worden. Miller, Massie, Gardiner und Kerr arbeiteten mit Taenia taeniaeformis, indem sie durch Einspritzungen von Bandwurmextrakten mit Erfolg eine

Verringerung von Infektionen zu erreichen suchten. Turner erzielte gegen Echinococcus granulosus durch Serumeinspritzungen bei Hunden weitgehende Immunität. Berberian legt sich die Frage vor, welchen Anteil an der natürlichen Immunität die Immunität durch Verdauung habe, und prüft diese Frage mit Echinococcus granulosus an verschiedenen Säugetieren. Er stellt fest, daß allein der Magensaft von Hund und Katze inaktiv gegenüber diesen Cestodenlarven ist, während andere Tierarten durch die Verdauungstätigkeit ihres Magensaftes vor Infektion mit Echinococcus granulosus geschützt sind.

Scheuring stellt bei Forellen mit Triaenophorus-Cysten fest, daß Neuinfektionen von zwei- und dreisömmerigen Tieren nicht mehr stattfinden, und

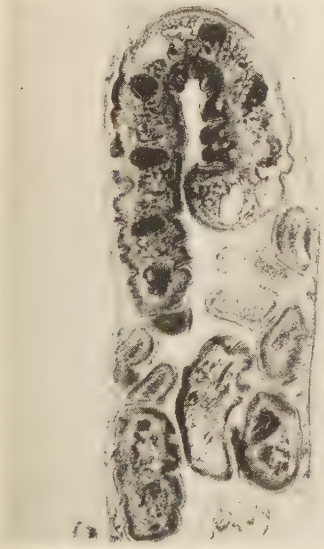

Abb. 9.

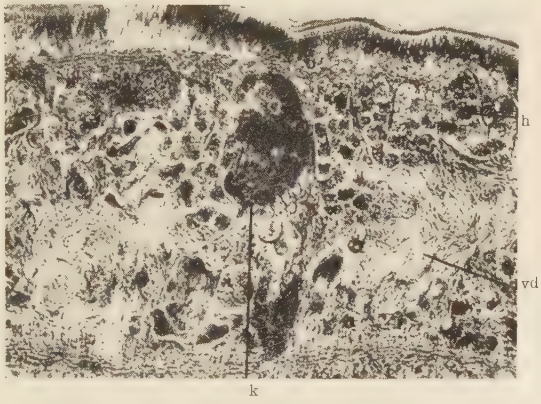

Abb. 10.

h Hoden, vd vas deferens, k Keimstock.

Entwickeltes Plerocercoid im Enddarm der Regenbogenforelle (einsömmerig), zweieinhalb Tage nach Infektion.

Färbung: Hämalaun-van Gieson, Vergr.: Links 49fach, rechts 200fach.

erklärt diese Immunität aus dem im erwachsenen Zustand vollzogenen Nahrungswechsel, der ihnen die Möglichkeit einer Neuinfektion nimmt.

Zur Klärung dieser Frage unternahm ich einen Versuch mit wiederholter Infektion, da nur so festzustellen ist, ob sich unter natürlichen Bedingungen ein Abwehrmechanismus und Immunität bemerkbar machen.

2. Immunitätsversuch mit wiederholter Infektion.

8 einsömmerige Regenbogenforellen wurden unter günstigen Invasionsbedingungen mit einer Anzahl 20 und 26 Tage alter Procercoide infiziert. 4 der Forellen erhalten nach 20 Tagen insgesamt 700 Procercoide, die restlichen 4 Forellen nach weiteren 10 Tagen die gleiche Menge. Die Untersuchung wird am 5. Tag nach Neuinfektion vorgenommen. Zu diesem Zeitpunkt können alte und neue

Invasionen durch den Ort des Aufenthalts, durch das Ausbildungsstadium und Verhalten der Plerocercoide im Wirtsgewebe unterschieden werden. Das Ergebnis ist in Tabelle 11 zusammengefaßt. Zweifelsfälle sind in einer besonderen Spalte als solche kenntlich gemacht.

Tab. 11. **Plerocercoidbefall bei wiederholter Infektion.**

	Lfd. Nr.	Zahl der Plerocercoide aus der 1. Infektion	aus der 2. Infektion	unsicheren Alters
I. Neuinfektion 20 Tage	1	2	1	1
	2	1	2	0
	3	0	1	1
	4	3	2	0
II. Neuinfektion 30 Tage	5	1	0	2
	6	2	3	0
	7	3	1	0
	8	1	3	0

In Gruppe I, Neuinfektion nach 20 Tagen, beträgt die Zahl der Plerocercoide, die am 5. Tag der Neuinfektion zur Entwicklung gelangt sind, 6 Stück, in Gruppe II, Neuinfektion nach 30 Tagen, 7 Stück. Das entspricht einem Entwicklungsfaktor von rund 1,0 %. Es ist hierbei zu berücksichtigen, daß in beiden Gruppen jeweils 2 Plerocercoide unsicheren Alters gefunden werden und die Untersuchung am 5. Tag durchaus die Möglichkeit offen läßt, daß noch unentwickelte Procercoide vorhanden sind. Eine Herabsetzung des Plerocercoidbefalls durch Vorinfektion kann mithin nicht festgestellt werden. Obwohl während eines Zeitraums von 20 bzw. 30 Tagen mit einer Wiederholung der Infektionen gewartet wird, um einem etwa vorhandenen Abwehrmechanismus die Möglichkeit zur Ausbildung zu geben, tritt eine Immunitätswirkung gegen erneuten Plerocercoidbefall nicht ein.

VIII. Auswertung der Ergebnisse.

Die vorliegende Arbeit hatte die Aufgabe, eine Reihe von Momenten im Entwicklungszyklus von Triaenophorus nodulosus zu untersuchen, denen für eine Massenentwicklung von Plerocercoiden eine besondere Bedeutung zukommt. Der Aufbau des Entwicklungszyklus ergab von vornherein zwei größere Fragengruppen, von denen im vorliegenden Fall die eine die Entwicklung des Procercoids im Cyclops, die andere die des Plerocercoids in der Regenbogenforelle umfaßt.

Die Entwicklungsbedingungen im Cyclops strenuus sind in verschiedener Hinsicht als hervorragend günstig zu bezeichnen. Hier ist vor allem die geringe Sterblichkeit des Cyclops zu erwähnen. Unter normalen Temperaturverhältnissen, etwa 4 bis 14° C, sterben im Verlauf von 30 Tagen nur 11 bis 12 % der Cyclops ab. Diese Zahl wird auch durch stärkeren Procercoidbefall (3,2:1) nur unwesentlich verändert. Die Lebensfähigkeit der Procercoide ist eine noch weit größere. Ein Abnehmen der Infektionsstärke kann vom siebenten Tag an überhaupt nicht mehr festgestellt werden. Absterbende Procercoide kommen von diesem Zeitpunkt an trotz eines sehr zahlreichen verarbeiteten Materials nicht zur Beobachtung. Die

Beeinflussung des Procercoidwachstums durch hohe und niedere Temperaturen kann in Anbetracht der Gesamtentwicklungsdauer des Procercoids als geringfügig gewertet werden. Erstmalig konnte ich den Reifezeitpunkt des Procercoids von Triaenophorus nodulosus bestimmen. Während Rosen bei Infektionen mit Diphyllobothrium latum Procercoide von mehr als 42 Tagen Alter benutzte, erwiesen sich die von mir bei 16 bis 20° C gezüchteten Procercoide von Tr. nodulosus schon nach 14 Tagen als invasionsfähig[1]). Es ist bemerkenswert, daß dieser Zeitpunkt vor Ende des Größenwachstums liegt, das etwa am 20. bis 25. Tag nach Infektion abgeschlossen wird. Dieser frühe Entwicklungszeitpunkt ist für die Biologie der Larven von größter Wichtigkeit, denn ihr Wirt, Cyclops strenuus, stellt in Teichen und Flüssen einen wesentlichen Teil der Fischnahrung dar, und mit jedem Tag, den das Procercoid länger zu seiner Entwicklung braucht, wächst die Zahl der vorzeitig vom II. Zwischenwirt aufgenommenen Procercoide und verringert sich durch Absterben und die für eine Infektion nicht in Betracht kommenden Feinde der Cyclopiden die Gesamtzahl der vorhandenen Triaenophorus-Larven. Hinzu kommt, daß, je längere Zeit das Procercoid zu seiner Entwicklung braucht, um so eher die Wirtcyclopiden flußabwärts verschleppt und auf eine größere Gewässerstrecke verteilt werden können. Dadurch wird zwar die Ausbreitung des Bandwurms gefördert, eine Massenerkrankung von Wirtsfischen jedoch erschwert. Der frühe Zeitpunkt der Procercoid-Reife kann also als ein wichtiges Moment der Begünstigung von Masseninfektionen angesehen werden.

Während die Untersuchung der Ökologie der Procercoid-Entwicklung eine Reihe von infektionsfördernden Faktoren ergab, stellt die Einwanderung in den II. Zwischenwirt, die Regenbogenforelle, einen Vorgang stärkster Dezimierung dar. Ich habe diese Verringerung sowohl bei einwandernden Procercoiden im Darm als auch bei entwickelten Plerocercoiden zahlenmäßig festgestellt. Es können bei optimalen Bedingungen nur etwa 1 bis 2% ihre Entwicklung beenden, und dies bei Brutforellen leichter als bei einsömmerigen Tieren. Bei ungünstigen Verhältnissen findet eine Entwicklung zum Plerocercoid häufig überhaupt nicht statt.

Die Klärung der Frage der Einwanderung in den II. Zwischenwirt erfordert die Beachtung vorwiegend physiologischer Faktoren, von denen die der fermentativen Verdauung nicht ausreichend bei Fischen untersucht sind, um genügend in Rechnung gestellt werden zu können. Es zeigte sich, daß die Magenverdauung die Procercoide an weiterer Einwanderung hindert und nur ein schnelles Verlassen des Magens infolge erhöhter Durchgangsgeschwindigkeit der Nahrung eine Entwicklung zum Plerocercoid ermöglicht. Daher begünstigen Hungerzustände, Temperaturerhöhungen und in geringem Umfang auch Verstärkung der Futtermengen nach Aufnahme des Infektionsmaterials die Infektion mit Plerocercoiden. Eine regelmäßige Fütterung bei niedrigen Temperaturen dagegen bietet bei sonst gleichen Nahrungsverhältnissen die meiste Gewähr für die Vermeidung einer erfolgreichen Invasion.

[1]) Zum Vergleich führe ich an, daß Timmermann für die Entwicklung der Trematodenlarve „Cercaria C" zum Diplostomum volvens in der Linse von Fischen eine Dauer von 45 Tagen feststellt.

Als infektionsfördernd muß schließlich angesehen werden, daß Immunitätsreaktionen durch bereits eingewanderte Plerocercoide gegen nachfolgende Infektionen nicht hervorgerufen werden.

Ein Vermeiden des Schadens, den Tr. nodulosus durch seine Plerocercoid-Stadien hervorrufen kann, ist wohl nur in abgeschlossenen Teichwirtschaften und Fischzuchtanstalten möglich. Hier kann, soweit Veranlassung und Möglichkeit besteht, durch Abstellen der Naturnahrung, wie es Scheuring bereits vorschlägt, eine Infektion unterbunden werden. Diese Maßnahme setzt aber voraus, daß man weiß, ob eine Infektion zu erwarten ist oder nicht. Die Möglichkeit einer solchen Vorherbeurteilung ist uns nun durch die Art des Entwicklungszyklus gegeben. Ich habe gezeigt, daß Procercoide 14 Tage brauchen, um invasionsfähig zu werden, ferner hört die Eiproduktion von Tr. nodulosus etwa Mitte Mai bis zum 20. Mai auf. Es genügt also für den Teichwirt, der mit Tr. nodulosus zu rechnen hat, wenn er nach Eintreten wärmerer Witterung im März und April im Abstand von 14 Tagen bis gegen Ende Mai Proben des in seine Teiche zugeführten Planktons auf Procercoid-Befall hin untersuchen läßt, um hiernach zu beurteilen, ob eine Ausschaltung der Naturnahrung notwendig ist. Als weitere Vorsichtsmaßregel kann beachtet werden, daß reichliche und gleichmäßige Fütterung die Gefahr einer Infektion herabsetzt.

IX. Zusammenfassung.

1. Die Sterblichkeitsziffer der mit Procercoiden von Tr. nodulosus infizierten Cyclops strenuus (Befallsstärke 3,2 Proc. Cycl.) beträgt am 30. Tag nach Versuchsbeginn bei Temperaturen von 4° C: 14%, 14° C: 9%, 24° C: 20%.

2. Das Wachstum der Procercoide ist abhängig von Befallsstärke des Cyclops und von der Temperatur. Starker Befall und niedere Temperaturen verzögern die Entwicklung.

3. Die Befreiung der Procercoide aus ihrem Wirt bei Invasion erfolgt passiv durch mechanische und chemische Verdauung des Wirtstieres, aktiv durch Auswanderung aus den zerstörten Cyclops-Schalen. Das Procercoid bleibt nur lebensfähig, wenn es bald nach Verlassen des Cyclops den Darm erreicht.

4. Procercoide können sich bis mindestens auf die Dauer von drei Tagen im Regenbogenforellendarm aufhalten, ohne eine Verwandlung zum Plerocercoid zu erfahren.

5. Die Durchgangsgeschwindigkeit von Nahrung durch den Magen und Darm von Regenbogenforellen ist größer bei Tieren, die vor Versuch gehungert haben, als bei denen, die zuvor gefüttert wurden. Im ersten Fall wird bei Brutforellen der Enddarm um 7 Stunden früher erreicht.

Niedrige Temperaturen verzögern den Nahrungsdurchgang. Bei 2 bis 4° C wird der Fundusmagen von vorgefütterten Brutforellen 7 bis 10 Stunden später verlassen als bei 14° C.

6. Der Verdauungsgrad weist innerhalb gleicher Temperaturstufen und gleicher Magendarmabschnitte erhebliche Schwankungen auf. Er ist von der Temperatur weit weniger abhängig als die Durchgangsgeschwindigkeit. Eine Abhängigkeit vom Fütterungszustand kann nicht festgestellt werden.

7. Die Durchgangsgeschwindigkeit der Nahrung ist bei einsömmerigen Regenbogenforellen geringer als bei Brutforellen. Es werden etwa doppelt so lange Zeiten zum Durchgang der ersten Nahrungsbestandteile benötigt. Der Verdauungsgrad einsömmeriger Regenbogenforellen zeigt keine erheblichen Abweichungen von dem der Brutforellen.

8. Die Magendrüsenzellen der Regenbogenforelle sind auf die hintere Hälfte des Fundusmagens beschränkt. Bei vorhergehendem Hungerzustand setzt die Sezernierungstätigkeit nach etwa 2½ bis 3 Verdauungsstunden ein. Der Zeitpunkt des Einsetzens wird durch niedere Temperaturen nicht verzögert.

9. Die Entwicklung des Procercoids zum Plerocercoid beginnt frühestens 1¾ Tag nach Invasion. Entwickelte Plerocercoide können sich bis zu 10 Tagen im Darm aufhalten. Der Durchbruch durch die Darmwand wird nicht vor dem dritten Tag nach Invasion beobachtet. 2½ Tage nach Invasion können männliche und weibliche Genitalanlagen des Plerocercoids ausgebildet sein.

10. Die Stärke der Plerocercoid-Einwanderung ist abhängig von Temperatur und Ernährungszustand des II. Zwischenwirts. Hohe Temperaturen begünstigen Infektionen, niedrige setzen sie herab. Hungerforellen werden leichter infiziert als vorgefütterte Tiere, Brutforellen leichter als einsömmerige. Diese Erscheinungen werden maßgebend durch die Verdauungstätigkeit im Magendarmkanal der Regenbogenforellen hervorgerufen.

Die größte beobachtete Infektionsstärke von Plerocercoiden beträgt 2,2 % von der Zahl der eingewanderten Procercoide.

11. Immunität gegen Neuinfektion mit Plerocercoiden besteht bei Regenbogenforellen nicht.

Die vorliegende Arbeit wurde auf Anregung des Leiters der Bayerischen biologischen Versuchsanstalt, Herrn Geheimrat Professor Dr. Demoll, durchgeführt, dem ich für Anregung und Unterstützung der Arbeit herzlichst danke.

X. Literaturverzeichnis.

a) Literatur zu Triaenophorus nodulosus.

1. Bergmann: Larven von Triaenophorus robustus (Olsson) und einer Dibothriocephalus-Art als Ursache eines Massensterbens unter jungen Lachsfischen. D. tierärztliche Wochenschrift. 1924.
2. Bronn: Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. Vermes. Leipzig 1898.
3. Fuhrmann: Cestoidea in Kückenthal: Handbuch der Zoologie II, 1. Berlin und Leipzig 1933.
4. Grieder: Triaenophorus nodulosus in der Schweiz. Ztschr. f. Parasitenkunde 9, 2. Berlin 1936.
5. Janicki: Neue Studien über postembryonale Entwicklung und Wirtswechsel bei Bothriocephalen. I. Triaenophorus nodulosus (Pall.). Corr. Bl. Schweizer Ärzte. 1918.
6. Joyeux, Ch., et Baer, I. C.: Cestodes. Faune de France, Vol. 30. Paris 1936.
7. Lühe: In Brauer: Die Süßwasserfauna Deutschlands. Heft 18: Cestodes. Jena 1910.
8. Michajlow, W.: Les adaptions graduelles des copépodes comme premiers hôtes intermédiaires de Triaenophorus nodulosus (Pall.). Annales Parasitolog. T. 10. Paris 1932.
9. Rosen, F.: Recherches sur le développement des Cestodes. Bull. Soc. Neuchâtel. Sc. nat. Vol. 43. Neuchâtel 1918.

10. Scheuring, L.: Eine massenhafte Infektion von Triaenophorus nodulosus bei Forellenbrut. Allg. Fisch.-Ztg. München 1919.
11. Scheuring, L.: Studien an Fischparasiten. Ztschrift f. Fischerei, Bd. 22. Berlin 1923.
12. Scheuring, L.: Beobachtungen zur Biologie des Genus Triaenophorus und Betrachtungen über das jahreszeitliche Auftreten von Bandwürmern. Ztschrift für Parasitenkunde, Bd. 2. Berlin 1929.
13. Schneider, G.: Über die in den Fischen des Finnischen Meerbusens vorkommenden Endoparasiten. Acta societatis pro fauna et flora fennica 22, 2. 1902.
14. Sipaćev: Entwicklung von Triaenophorus nodulosus. Trd. obšć. jest. Tomsk 1913. — Nicht zugänglich.
15. Zandt, F.: Die Fischparasiten des Bodensees. Zbl. f. Bakt. 92. 1924.
16. Zschokke: In Zacharias: Die Tier- und Pflanzenwelt des Süßwassers. Bd. 2. Die Parasiten unserer Süßwasserfische.

b) Literatur zu Physiologie, Histologie, Immunität und Technik.

17. Berberian: Some observations on the effect of digestive juices of Echinococcus granulosus. J. of Helminth. 14. 1936.
18. Biedermann, W.: In Winterstein: Handbuch der vergleichenden Physiologie. 2. Bd. 1. H. Jena 1911.
19. Cornelius: Untersuchungen über die Verwertung natürlicher und künstlicher Nahrung durch Regenbogenforellen verschiedenen Alters und unter verschiedenen Bedingungen. Z. f. Fischerei. 1933.
20. Decker: Zur Physiologie des Fischdarms. Leipzig 1887.
21. Hathaway, E. S.: The relation of temperature to the quantity of food consumed by fishes. Ecology, Vol. 8.
22. Karsinkin: Ein Beitrag zum Studium der Physiologie der Verdauung bei Fischen. Arb. der limn. Station zu Kossinna. 15. Lfg. 1932. — Nur im Auszug zugänglich.
23. Koltán: Immunological phenomena in the field of parasitology. Verh. 12. tierärztl. Kongr. 3. — Nur im Auszug zugänglich.
24. Lampert: Über die Nahrung der Bachforelle und des Bachsaiblings. Allg. Fischereiztg. Nr. 15. 1900.
25. Mann, H.: Untersuchungen über die Verdaulichkeit und Ausnutzung der Stickstoffsubstanz einiger Nährtiere durch verschiedene Fische. Zeitschr. f. Fischerei Bd. 33. 1935.
26. Oppel: Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. II. Bd. Jena 1897.
27. Rylow, W. M.: Das Zooplankton der Binnengewässer. Stuttgart 1935.
28. Scheuring, L.: Beziehungen zwischen Temperatur und Verdauungsgeschwindigkeit bei Fischen. Ztschr. f. Fischerei, Bd. 26. 1928.
29. Timmermann: Zur Biologie der Cercaria C (Szidat) und Diplostomum volvens (von Nordmann). Frankfurt 1936.
30. Turner: Künstliche Immunität bei Hunden gegen Echinococcus granulosus. J. of Parasitology 36, 1. 1936.
31. Wetzel: Die Beziehungen parasitischer Würmer zum Wirtstier. Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin 1936, Nr. 8/10.
32. Wohlgemuth: Untersuchungen über die Verdaulichkeit verschiedener Brutfuttermittel. Allg. Fisch.-Ztg., Bd. 30. München 1915.
33. Wunder, W.: Physiologie der Süßwasserfische Mitteleuropas. In Demoll-Maier, Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas. Stuttgart 1936.
34. Vonk, H. J.: Die Verdauung bei den Fischen. Ztschr. f. vergl. Physiologie. V. Bd. 1927.
35. Wundsch: In Mangold: Handbuch der Ernährung und des Stoffwechsels der landwirtschaftlichen Nutztiere. II. Bd. Berlin 1934.

Lebenslauf.

Ich, Karl Vogt, wurde am 25. Mai 1914 als Sohn des Staatsförsters Karl Vogt in Henglarn, Westfalen, geboren. Ich besuchte die Volksschule meines Heimatortes, wurde 3 Jahre lang privat unterrichtet und besuchte die Gymnasien zu Paderborn und Minden. Dort legte ich 1932 die Reifeprüfung ab. Im Wintersemester 1932/33 begann ich mein Studium in Hannover. Nach einem Semester bezog ich die Universität München und studierte Naturwissenschaften, insbesondere Zoologie, Botanik, Erdkunde und Paläontologie.